

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MAYRON ESNEIDER ESCÁRRAGA FAJARDO

**VARIAÇÃO MORFOLÓGICA E GENÉTICA EM *TAPINOMA ATRICEPS*  
EMERY (FORMICIDAE: DOLICHODERINAE): UMA FORMIGA DA MATA  
ATLÂNTICA DA AMÉRICA DO SUL**

CURITIBA

2018

MAYRON ESNEIDER ESCÁRRAGA FAJARDO

**VARIAÇÃO MORFOLÓGICA E GENÉTICA EM *TAPINOMA ATRICEPS*  
EMERY (FORMICIDAE: DOLICHODERINAE): UMA FORMIGA DA MATA  
ATLÂNTICA DA AMÉRICA DO SUL**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas, no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de concentração em Entomologia, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. John E. Lattke Bravo  
Coorientador: Prof. Marcio Pie

CURITIBA

2018

Universidade Federal do Paraná  
Sistema de Bibliotecas

Fajardo, Mayron Esneider Escárraga  
Variação morfológica e genética em *Tapinoma atriceps* Emery  
(Formicidae: Dolichoderinae): uma formiga da Mata Atlântica da América do  
Sul. / Mayron Esneider Escárraga Fajardo. – Curitiba, 2018.  
80 f. : il. ; 30cm.

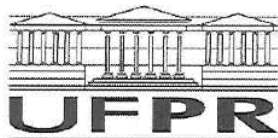
Orientador: John E. Lattke Bravo

Coorientador: Marcio Pie

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de  
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas  
(Entomologia).

1. Formiga. 2. Mata Atlântica. 3. Variação genética. 4. Morfologia.  
I. Título II. Bravo, John E. Lattke. III. Pie, Marcio. V. Universidade Federal do  
Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em  
Ciências Biológicas (Entomologia).

CDD (20. ed.) 595.796



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(ENTOMOLOGIA)

## TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ENTOMOLOGIA) da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de **MAYRON ESNEIDER ESCÁRRAGA FAJARDO** intitulada: " **Variação morfológica e genética em *Tapinoma atriceps* Emery (Formicidae: Dolichoderinae): Uma formiga da Mata Atlântica da América do Sul** ", após terem inquirido o aluno e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Curitiba, 20 de Fevereiro de 2018.

JOHN EDWIN LATTKE BRAVO  
Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

RODRIGO DOS SANTOS MACHADO FEITOSA  
Avaliador Interno (UFPR)

DANON CLEMES CARDOSO  
Avaliador Externo (UFOP)

Dedico este trabalho à minha família, em particular à minha mãe Alexandra Fajardo por seu apoio incondicional e carinho, e à memória do meu pai Julio Escárraga.

Também dedico este trabalho à terra linda, grande e diversa do Brasil que me recebeu como a um filho e me colocou entre irmãs e irmãos que ficarão sempre no meu coração.

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador John E. Lattke por me aceitar como seu orientado e por todos seus ensinamentos mirmecológicos.

Ao Laboratório de Dinâmica evolutiva e Sistemas Complexos, liderado pelo professor Márcio Pie e a seus membros André Olivotto, Patricia Ströher, Júnyor Nadaline e Cristian Klunk por toda a ajuda no trabalho de laboratório e análises dos dados genéticos.

Aos meus colegas e amigos do Laboratório de Sistemática e Biologia de Formigas pelo apoio, amizade e por fazer disponível seu espaço e recursos para examinar os espécimes. De vocês também aprendi muito!

Ao Laboratório de Ecologia de Insetos, Dr. Frederico de Siqueira Neves e aos Projetos PELD - CRSC e "Diversity, distribution and species composition patterns in insect communities associated to forest patches associated to the rupestrian grasslands of Serra do Cipó" por permitir revisar amostras de seus projetos, apoio logístico e econômico nas coletas da Serra do Cipó, onde também participaram os colegas Flávio Siqueira e Humberto Brant.

Ao Lucas Kaminski, Julio Chaúl, Fernando Leivas, Camila da Costa, Rogério Silvestre, Elivane Capelleso e Yve Gadelha pela ajuda na obtenção de amostras.

À Andressa Menezes pelo carinho, apoio, amizade e pela ajuda com o idioma português.

Aos meus amigos José García, Jeser Candray, Fabian Gaviria, Roman Lopes, Erick Villareal e Elias Alvizuri pela amizade, apoio e conselhos.

À Diva Visvinski por me receber na sua casa aconchegante e me cuidar como se fosse da família.

Ao Roberto Guerrero, meu primeiro mentor, por fornecer muitos registros de *Tapinoma atriceps* e pelas muitas conversas sobre formigas que me ajudaram no desenvolvimento do meu trabalho.

À Paula Sepúlveda por me motivar e dar a confiança necessária para começar o mestrado.

Ao programa de pós-graduação em Entomologia da UFPR, seus funcionários e professores pela instrução e formação recebida durante meu mestrado.

Ao CNPq pela concessão da bolsa.



## RESUMO

*Tapinoma atriceps* Emery (1888) é uma formiga arborícola pouco conhecida da América do Sul. Devido a semelhanças no padrão de coloração, às vezes é confundida com a formiga introduzida *Tapinoma melanocephalum*. Neste trabalho estudamos a distribuição geográfica de *T. atriceps*, aplicando modelagem de nicho para conhecer a distribuição potencial, compilamos a informação conhecida sobre sua biologia e habitat, descrevemos sua variação morfológica incluindo variáveis morfométricas e microscopia eletrônica de varredura e por último, estudamos sua variação genética com dados de sequenciamento Sanger. A distribuição de *T. atriceps* parece restrita a florestas de climas temperados no Sul do Brasil, na Argentina e Paraguai, com uma maior presença na Serra do Mar. Morfológicamente podem ser reconhecidas duas subespécies, *T. a. atriceps* Emery e *T. a. breviscapum* Forel, que se diferenciam principalmente na forma da cabeça e no tamanho do escapo antenal. Os dados do sequenciamento Sanger revelaram uma alta variabilidade em *T. atriceps*, com uma clara divergência entre as duas subespécies. *T. atriceps* aparece como um grupo monofilético entre os táxons estudados, sem relação filogenética direta com *T. melanocephalum*. Finalmente, com toda a evidência encontrada propomos que as duas subespécies de *T. atriceps* devem ser consideradas espécies distintas.

Palavras-chave: Distribuição, DNA, Morfologia, Modelagem de nicho, Sequenciamento Sanger.

## ABSTRACT

*Tapinoma atriceps* Emery (1888) is a little known, arboreal ant from South America. Because of similarities in body color pattern, it may be confused with the introduced ant *Tapinoma melanocephalum*. In this work we study the geographic distribution of *T. atriceps*, applying niche modelling to know its potential distribution, we compiled known information on biology and habitat, describe its morphological variation including morphometric variables and scanning electronic microscopy, and last, we studied its genetic variation with Sanger sequencing data. The distribution of *T. atriceps* seems restricted to forests in temperate climate in South Brazil, in Argentina, and Paraguay, with a greater presence in the Serra do Mar. Two subspecies may be recognized morphologically, *T. a. atriceps* Emery and *T. a. breviscapum* Forel, which are mainly differentiated by the head shape and antennal scape length. The Sanger sequencing data showed a high genetic variation in *T. atriceps*, with a clear divergence between subspecies. *T. atriceps* appears as monophyletic among the studied taxa, without direct phylogenetic relationship with *T. melanocephalum*. Finally, with the whole obtained evidence, we propose that the two *T. atriceps* subspecies should be considered different species.

Key words: Distribution, DNA, Morphology, Niche Modeling, Sanger sequencing.



## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 -	ESPÉCIMES TIPO DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> E <i>TAPINOMA ATRICEPS BREVISCAPUM</i> .....	12
FIGURA 2 -	MAPA DOS REGISTROS DE OCORRÊNCIA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> NA LITERATURA.....	14
FIGURA 3 -	LOCALIDADES AMOSTRADAS PARA SEQUENCIAMENTO DO DNA.....	23
FIGURA 4 -	DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E MAPA DE ADEQUABILIDADE DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> .....	28
FIGURA 5 -	VARIAÇÃO DA ALTITUDE COM A LATITUDE NA DISTRIBUIÇÃO DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> .....	29
FIGURA 6 -	GALHO COM COLÔNIA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> .....	30
FIGURA 7 -	OPERÁRIA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS</i> .....	32
FIGURA 8 -	IMAGENS DE MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA DA OPERÁRIA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS</i> .....	33
FIGURA 9 -	RAINHA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS</i> .....	35
FIGURA 10 -	ASAS DA RAINHA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS</i> .....	36
FIGURA 11 -	IMAGENS DE MEV DA RAINHA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS</i> .....	36
FIGURA 12 -	MACHO DE <i>TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS</i> .....	38
FIGURA 13 -	ASAS DO MACHO DE <i>TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS</i> .....	39
FIGURA 14 -	OPERÁRIA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS BREVISCAPUM</i> .....	42
FIGURA 15 -	IMAGENS DE MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA DA OPERÁRIA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS BREVISCAPUM</i> .....	42
FIGURA 16 -	RAINHA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS BREVISCAPUM</i> .....	45
FIGURA 17 -	IMAGENS DE MEV DAS RAINHAS DE <i>TAPINOMA ATRICEPS BREVISCAPUM</i> .....	45
FIGURA 18 -	ÁRVORE DE RELACIONAMENTO DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> .....	47
FIGURA 19 -	ÁRVORE DE RELACIONAMENTO DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> COM GRUPOS EXTERNOS.....	47
FIGURA 20 -	REDES DE HAPLÓTIPOS DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> .....	48
FIGURA 21 -	REGISTROS HISTÓRICOS DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> .....	49
FIGURA 22 -	HÁBITO MORFOLÓGICO DE <i>TAPINOMA MELANOCEPHALUM</i> E <i>LINEPITHEMA LEUCOMELAS</i> .....	51
FIGURA 23 -	GRÁFICO BIVARIADO DO COMPRIMENTO DA CABEÇA E DO ESCAPO EM OPERÁRIAS.....	52
FIGURA 24 -	VARIAÇÃO INTRACOLONIAL DO ÍNDICE DO ESCAPO.....	53
FIGURA 25 -	GRÁFICO BIVARIADO DO COMPRIMENTO DA CABEÇA E DO ESCAPO EM RAINHAS.....	54

## LISTA DE TABELAS

TABELA 1 -	REGISTROS NA LITERATURA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> .....	16
TABELA 2 -	LOCALIDADES DE COLETAS DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> .....	18
TABELA 3 -	LOCALIDADES AMOSTRADAS PARA A EXTRAÇÃO DO DNA DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i> .....	22
TABELA 4 -	INICIADORES DOS MARCADORES MOLECULARES.....	24
TABELA 5 -	QUANTIDADE DE SÍTIOS POLIMÓRFICOS E DIVERSIDADE DE NUCLEOTÍDEOS POR MARCADOR.....	46

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b>	10
<b>2 MATERIAL E MÉTODOS</b>	16
2.1 OBTENÇÃO DE REGISTROS E AMOSTRAS	16
2.2 DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E BIOLOGIA	18
2.3 DESCRIÇÃO DA VARIAÇÃO MORFOLÓGICA	20
2.4 EXTRAÇÃO E SEQUENCIAMENTO DO DNA	22
2.5 ANÁLISES DE DADOS GENÉTICOS	24
<b>3 RESULTADOS</b>	26
3.1 DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E BIOLOGIA	26
3.2 VARIAÇÃO MORFOLÓGICA	30
3.3 VARIAÇÃO GENÉTICA	46
<b>4 DISCUSSÃO</b>	49
<b>5 CONCLUSÕES</b>	57
<b>REFERÊNCIAS</b>	58
APÊNDICE 1 – REGISTROS DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i>	66
APÊNDICE 2 – CURVAS ROC E AUC	68
APÊNDICE 3 – CURVAS DE OMISSÃO	69
APÊNDICE 4 – JACKKNIFE DO GANHO REGULARIZADO COM OS DADOS DE TREINAMENTO	70
APÊNDICE 5 – JACKKNIFE DO GANHO REGULARIZADO COM OS DADOS DE AVALIAÇÃO	71
APÊNDICE 6 – JACKKNIFE DO AUC DA MODELAGEM DE NICHOS DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i>	72
APÊNDICE 7 – ÁRVORE DE MELASTOMATACEAE COM NINHO DE <i>TAPINOMA ATRICEPS</i>	73
APÊNDICE 8 – OPERÁRIAS DE <i>CAMPONOTUS</i> SP	74
APÊNDICE 9 – COMPOSIÇÃO DE NUCLEOTÍDEOS DOS MARCADORES MOLECULARES	75
APÊNDICE 10 – DISTÂNCIA PAREADA PARA O MARCADOR COI	76
APÊNDICE 11 – DISTÂNCIA PAREADA PARA O MARCADOR WG	77
APÊNDICE 12 – DISTÂNCIA PAREADA PARA O MARCADOR LWR	78
APÊNDICE 13 – DISTÂNCIA PAREADA PARA O MARCADOR EPIC1281	79
ANEXO 1 – MAPA DE DISTRIBUIÇÃO DE <i>LINEPITHEMA LEUCOMELAS</i>	80

## 1 INTRODUÇÃO

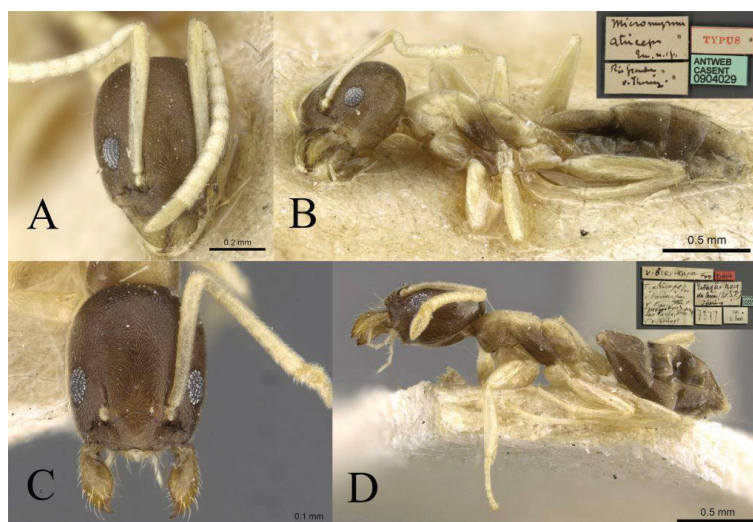
As formigas (Hymenoptera: Formicidae) são um grupo muito diverso de insetos, com mais de 13.000 espécies descritas e com importantes funções ecológicas nos ecossistemas terrestres (ALONSO, 2010). Elas auxiliam na decomposição da matéria orgânica, na aeração do solo, participam ativamente em diferentes níveis das redes tróficas (JAFFÉ, 2004) e muitas espécies realizam interações específicas com plantas (DAVIDSON; FISHER, 1991). Além disso, algumas espécies estão relacionadas com o homem, podendo ter um impacto negativo sendo pestes em cultivos, estufas de plantas e edificações como casas e hospitais. Alguns exemplos dessas formigas “problemáticas” são: a formiga-faraó, *Monomorium pharaonis* (Linnaeus), a formiga-louca, *Paratrechina longicornis* (Latreille), a formiga argentina, *Linepithema humile* (Mayr) e a formiga-fantasma, *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius) (KLOTZ et al., 1995; WILD, 2004; WETTERER, 2008; WETTERER, 2009; WETTERER et al., 2009; WETTERER, 2010).

As formigas do gênero *Tapinoma* Foerster estão distribuídas por todo o mundo, com uma diversidade maior nas regiões tropicais. Morfologicamente são reconhecidas pelo seu tamanho pequeno, uma nodo peciolar reduzida com o primeiro tergo do gáster cobrindo o pecíolo, ausência de setas no mesossoma e geralmente possuem tegumento delicado. Devido à falta de caracteres morfológicos conspícuos e o tamanho pequeno são consideradas formigas monótonas e pouco atrativas para estudo. A espécie *T. melanocephalum* é uma das mais conhecidas do gênero por ser uma formiga invasora que está amplamente distribuída pelo mundo, habitando edificações e sendo encontrada em residências e hospitais, fator que tem gerado interesse no seu estudo como um potencial vetor de patógenos (RODOVALHO et al., 2007; SILVA et al., 2014). No total, o gênero *Tapinoma* tem 70 espécies e 26 subespécies reconhecidas (mais cinco espécies fósseis), das quais 11 ocorrem na região Neotropical e 6 no Brasil (BOLTON, 2016), porém, o conhecimento biológico dessas espécies é muito escasso, sendo que ainda não existe uma revisão taxonômica do gênero que permita conhecer a validade e os limites das espécies, nem trabalhos que estudem as relações filogenéticas, bem como seu comportamento, biologia ou distribuição.

Os padrões de distribuição conhecidos que apresentam as formigas do gênero *Tapinoma* são variáveis. Por exemplo, na região Neotropical, a espécie *Tapinoma ramulorum* Emery está amplamente distribuída, ocorrendo desde a América Central até o Brasil, enquanto outras espécies possuem uma distribuição mais restrita, como ocorre nas espécies *Tapinoma amazonae* Wheeler, conhecida na Amazônia Brasileira, *Tapinoma litorale* Wheeler, com ocorrências nas costas do Caribe (WHEELER, 1905; 1934) e *Tapinoma antarcticum* Forel, exclusivas do Chile (FOREL, 1904; TORRES-CONTRERAS, 2001).

*Tapinoma atriceps* é outra espécie com faixas de distribuição relativamente restritas. Essa espécie foi descrita por Emery em 1888 com base em machos, fêmeas e operárias do estado do Rio Grande do Sul, no Brasil, sem indicação de uma localidade específica. Emery descreveu essa espécie como uma formiga amarela, opaca, com cabeça marrom escuro e lados do tórax e gáster marrom claro (FIGURA 1A, B). Também, considerou que *T. atriceps* poderia ser uma “raça geográfica” de *T. melanocephalum* e ressaltou as diferenças no tamanho das duas espécies, sendo a operária de *T. melanocephalum* de tamanho menor. Posteriormente, Forel (1908) descreveu a subespécie *T. atriceps breviscapum* a partir de fêmeas e operárias coletadas em bambu (Bambusoidea), no estado de São Paulo, Brasil. As operárias dos espécimes revisados por Forel possuíam cabeça mais longa, com margem lateral mais retos e o escapo antenal relativamente mais curto (FIGURA 1C, D). Após da descrição da subespécie *T. a. breviscapum*, e em concordância com o artigo 47 do código da nomenclatura zoológica (ICZN, 1999), podia ser designada uma subespécie nominotípica aos espécimes descritos por Emery (1888). Embora esse nome não tenha sido proposto por nenhum autor, de agora em diante será utilizado neste trabalho o nome *Tapinoma atriceps atriceps* para fazer referência aos espécimes com as características do táxon descrito por Emery.

FIGURA 1 – ESPÉCIMES TIPO DE *TAPINOMA ATRICEPS* E *TAPINOMA ATRICEPS*  
*BREVISCAPUM*



Vista frontal da cabeça (A) e vista lateral do corpo (B) do lectotipo de *Tapinoma atriceps*. Vista frontal da cabeça (C) e vista lateral do corpo (D) *Tapinoma atriceps breviscapum* (C, D).

FONTE: Antweb.org, fotografias por Zach Lieberman.

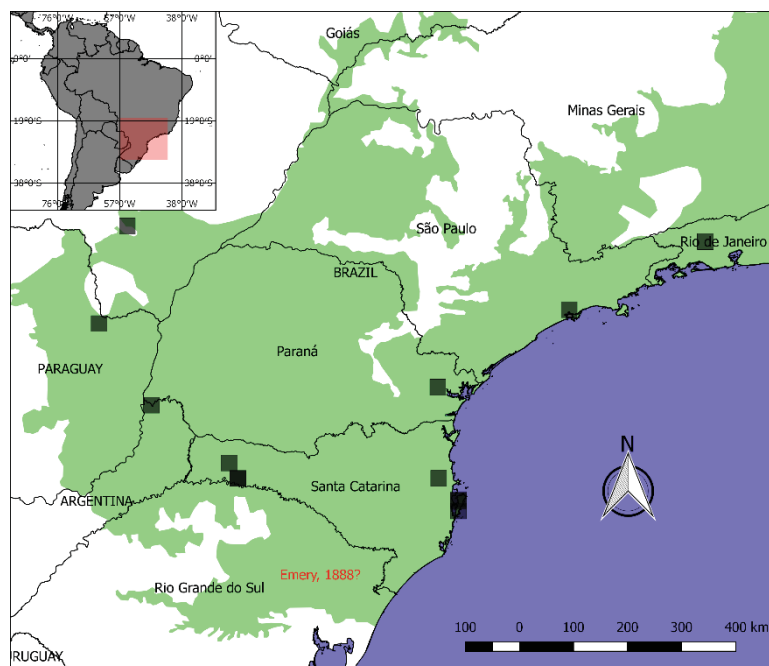
Devido ao padrão de cores similares, a separação de espécimes de *T. atriceps* e *T. melanocephalum* pode ser difícil para quem não está familiarizado com estas formigas e o reconhecimento da subespécie *T. a. breviscapum* é ainda mais desafiador. A falta de revisão, bem como as descrições estarem em latim e alemão, o tamanho pequeno dessas formigas e a falta de caracteres conspícuos dificultam a identificação das formigas, podendo gerar confusões em trabalhos onde se registre a *T. melanocephalum* invasora ou em pesquisas onde seja coletada a espécie nativa *T. atriceps*. Além disso, existe outra problemática com relação à subespécie *T. a. breviscapum*, uma vez que historicamente têm existido críticas sobre a aplicação de três nomes nas entidades biológicas. Geralmente, a categoria de subespécie é utilizada para descrever variações geográficas, no entanto, não existem critérios uniformes para sua aplicação (WILSON; BROWN, 1953). Pelo menos no campo da mirmecologia, existe a tendência a sinonimizar as subespécies com a espécie quando não existem argumentos suficientes para a separação, ou propor uma espécie nova quando há suficientes evidências que o justifiquem. No caso das subespécies de *T. atriceps*, seu *status* ou validade precisam ser avaliados à luz de novos registros e linhas de evidências.



Em relação à biologia de *T. atriceps*, os poucos aspectos conhecidos foram fornecidos por Eidmann (1936), que coletou dois ninhos no município de Mendes, Rio de Janeiro, um deles em uma planta “Pseudomimosa” (possivelmente *Acacia* sp.) e o outro em uma *Cecropia* sp. Eidmann sugeriu que *T. atriceps* era uma ocupante secundária dessas cavidades que possivelmente pertenciam antes a outras formigas como *Pseudomyrmex* e *Azteca*. Sobre o comportamento das formigas *T. atriceps*, Eidmann mencionou que elas se movimentavam muito rápido, dificultando com isso a coleta. Além dessa informação o conhecimento sobre a biologia de *T. atriceps* é muito escasso.

Com respeito à distribuição de *Tapinoma atriceps*, os registros da literatura mostram que essa formiga ocorre principalmente em florestas de Mata Atlântica da Argentina, Brasil e Paraguai. Na Argentina e Paraguai conhecem-se poucos registros e estes encontram-se perto da divisa com o Brasil, nos estados de Misiones e Canindeyú, respectivamente, na ecorregião conhecida como florestas do Alto Paraná (WILD, 2007; HANISCH et al., 2015). No Brasil, *T. atriceps* tem sido registrada nos estados de Mato Grosso do Sul, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (DEMETRIO et al., 2017; EIDMANN, 1936; FARNEDA et al., 2007; LUTINSKI et al., 2008; 2013; SCHMID et al., 2010; LOZOVEI, 2001; GADELHA et al., 2016; EMERY, 1888) (FIGURA 2). Análises mais detalhadas sobre a distribuição de *T. atriceps*, incluindo registros de espécimes que se encontram em coleções entomológicas e estimativas da distribuição potencial por meio da modelagem de nicho, permitiria conhecer melhor seus padrões de ocorrência, assim como um entendimento mais acurado sobre seu nicho ecológico, gerando informações para a preservação de seu habitat.

FIGURA 2 – MAPA DOS REGISTROS DE OCORRÊNCIA DE *TAPINOMA ATRICEPS* NA LITERATURA



Ocorrências em quadros pretos. Mata Atlântica em cor verde. FONTE: O autor.

A modelagem de nicho e a distribuição potencial de uma espécie permite prever áreas com características favoráveis à existência de organismos a partir de registros de ocorrência e/ou ausência, junto com informações das variáveis ambientais da área de interesse, por meio de interpolações espaciais (TOWNSEND-PETERSON et al., 2011). Vários algoritmos como BIOCLIM (NIX; BUSBY, 1986), DOMAIN (CARPENTER et al., 1993), GARP (STOCKWELL; PETERS, 1999) e MAXENT (PHILLIPS et al., 2006), têm sido propostos para modelar o nicho e a distribuição geográfica das espécies. O algoritmo de máxima entropia implementado em MAXENT permite utilizar exclusivamente registros de ocorrência de uma espécie, de modo que os registros provenientes de museus e coleções devem ser minuciosamente apurados, uma vez que são de grande utilidade nesse tipo de análises.

A partir de um conhecimento detalhado sobre a distribuição e o limites das espécies, as ferramentas moleculares podem ser utilizadas para o estudo das populações. No entanto, *Tapinoma atriceps* é uma espécie que não conta com informação genética disponível, publicada ou registrada em bases de dados (BOLD, GenBank). Dados genéticos são importantes uma vez que podem ser

utilizados na identificação desta espécie em estudos de comunidades (HEBERT et al., 2003), no estudo da variação genética das populações (AVISE et al., 1987), a descoberta de novas espécies (RACH et al., 2008), no entendimento das relações filogenéticas no gênero (e.g., WILD, 2009) ou na inferência de processos biogeográficos. Um dos marcadores utilizados com mais frequência é o *cytochrome c oxidase subunidade 1* (COI), com aplicações na delimitação e identificação de espécies, em estudos de filogeografia e sistemática, porém existem muitos outros marcadores de origem mitocondrial e nuclear. Com os dados genéticos das populações naturais de *T. atriceps* pode-se construir genealogias, fazer inferências sobre a história das populações, assim como comparar as variações genéticas com as morfológicas observadas como no caso das subespécies *T. a. atriceps* e *T. a. breviscapum*.

Apesar de existirem estudos para algumas espécies de *Tapinoma*, poucos trabalhos têm tido como objeto as espécies neotropicais. Como exemplos podemos citar o estudo da taxonomia das espécies do complexo *nigerrimum*. Originárias das regiões de Europa e África ao redor do Mediterrâneo, o complexo foi estudado com uma abordagem integrativa para a delimitação das suas espécies (SEIFERT, 2017). Na América do Norte, diferentes aspectos biológicos da formiga praga *Tapinoma sessile* (Say) também têm sido estudados (SMITH, 1928; BUCZKOWSKI; BENNETT, 2006), assim como a biologia, distribuição e potencial como vetor de microrganismos em *T. melanocephalum* (BUSTOS; CHERIX, 1998; WETTERER, 2009; RODRIGUES et al., 2016). Na região Neotropical, recentemente foi revisada a distribuição de *Tapinoma litorale* Wheeler (WETTERER; GUERRERO, 2017).

Assim, o objetivo deste trabalho é estudar a distribuição da formiga *Tapinoma atriceps*, compilar o conhecimento existente sobre sua biologia, bem como estudar a variação morfológica, realizando descrições detalhadas incluindo medições morfométricas e por último, analisar a variação genética por meio do sequenciamento de marcadores moleculares, ao longo da sua distribuição na mata Atlântica.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 OBTENÇÃO DE REGISTROS E AMOSTRAS

No estudo da distribuição de *Tapinoma atriceps* compilamos os registros da literatura junto com os registros de museus, empréstimos de outras instituições no Brasil e as coletas em campo. Foram utilizados 13 registros de publicações (TABELA 1) encontradas entre 1888 e 2017 no *Google Acadêmico* (<https://scholar.google.com.br/>), dos quais foram obtidas as coordenadas geográficas ou, se não indicada no texto, era estimada no *Google Mapas* (<https://maps.google.com.br>) utilizando a localidade, com exceção do registro de Emery (1888). Também foram utilizados 25 registros da base de dados do projeto “*Systematics and Evolution of the Ant Genus Tapinoma Föerster (Formicidae: Dolichoderinae) in the Neotropical Region*”, liderado pelo professor Roberto Guerrero da *Universidad del Magdalena* (Colômbia), no qual foram estudados espécimes de *Tapinoma* de diferentes coleções entomológicas e museus ao redor do mundo.

TABELA 1 – REGISTROS NA LITERATURA DE *TAPINOMA ATRICEPS*

Pais	Estado	Localidade	Coordenada geográfica (long, lat)	Referência
Brasil	RS	Desconhecida	Desconhecida	EMERY, 1888
Brasil	SP	Raiz da Serra	-43.3654, -23.8324	FOREL, 1908
Brasil	RJ	Meneses	-43.7303, -22.5138	EIDMANN, 1936
Brasil	PR	Quatro Barras	-48.9097, -25.3319	LOZOVEI, 2001
Brasil	SC	Pinhalzinho	-52.9500, -26.8000	FARNEDA, 2007
Paraguai	Canindeyú	Reserva florestal Mbaracayú	-55.4667, -24.1000	WILD, 2007
Brasil	SC	Floresta Nacional de Chapecó	-52.7778, -27.0972	LUTINSKI et al., 2008
Brasil	SC	Florianópolis	-48.5139, -27.5306	SCHMID et al, 2010
Brasil	SC	Floresta Nacional de Chapecó	-52.7778, -27.0972	LUTINSKI et al., 2013
Brasil	SC	Parque Municipal Lagoa do Peri	-48.5104, -27.7299	VALADARES et al., 2014

Argentina	Misiones	Parque Nacional Iguazú	-54.4542, -25.6801	HANISCH et al., 2015
Brasil	SC	RPPN Chácara Edith	-48.8930, -27.0949	GADELHA et al., 2016
Brasil	MS	Dourados	-54.9189, -22.2133	DEMETRIO et al., 2017

FONTE: O autor.

Também foram solicitados espécimes de *Tapinoma* a diferentes pesquisadores no Brasil, entre os quais se encontravam alguns dos autores dos registros publicados da espécie, o que permitiu conferir as identificações. Para complementar esta informação, entre 2016 e 2017, foram feitas sete coletas de campo para obter amostras frescas que pudessem ser usadas na extração de DNA: uma coleta em Santa Catarina, quatro no Paraná e duas em Minas Gerais (TABELA 2). As coletas foram realizadas com busca ativa na vegetação e em algumas ocasiões foram coletados ninhos inteiros com imaturos, operárias, machos e rainhas, os quais foram fixados inicialmente em álcool 90%. Todo o material coletado e recebido de doações foi depositado na coleção entomológica Padre Jesus Santiago Moure na Universidade Federal do Paraná (UFPR), Curitiba. As coleções entomológicas ou instituições das quais se obtiveram registros dos espécimes foram:

DZUP. Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, UFPR, Curitiba, Brasil.

HECOLAB. Laboratório de Ecologia de Hymenoptera, Universidade Federal Grande Dourados, Dourados, Brasil.

LABECOL. Laboratório de Ecologia de Comunidades, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil.

Laboratório de Biologia de Formigas, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Brasil.

MHNG. Museum d'Histoire Naturelle, Genebra, Suíça.

MZSP. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

PSWC. Coleção Philip S. Ward. University of California, Davis, Estados Unidos.

UFMG. Laboratório de Ecologia de Insetos, Universidade Federal Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil.

USNM. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., Estados Unidos.

WEMC. Coleção William e Emma Mackay, University of Texas, El Paso, Texas, Estados Unidos.

TABELA 2 – LOCALIDADES DE COLETAS DE *TAPINOMA ATRICEPS*

Estado	Localidade	Coordenada geográfica (long, lat)	Data
MG	Serra do Cipó	-43.5509, -19.2479	25 junho 2017
MG	Serra do Cipó	-43.5167, -19.2544	26 junho 2017
PR	Antonina	-48.6613, -25.3059	10-13 julho 2016
PR	Antonina	-48.6599, -25.2966	29 outubro 2016
PR	Guaraqueçaba	-48.2980, -25.1636	8 outubro 2016
PR	Paranaguá	-48.5416, -25.5836	28 abril 2016
SC	Florianópolis	-48.4327, -27.5988	25 fevereiro 2017

FONTE: O autor.

## 2.2 DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E BIOLOGIA

O mapa da distribuição de *Tapinoma atriceps* foi feito com o programa Quantum GIS, versão 2.16 (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2017) a partir das ocorrências obtidas da literatura, espécimes de museu e coletas de campo. O sistema de coordenadas utilizado foi UTM WGS 84 e as coordenadas que estavam expressadas em graus, minutos e segundos foram convertidas a graus decimais para serem introduzidas no QGIS. Fizemos também uma modelagem da distribuição potencial de *T. atriceps* com o algoritmo de máxima entropia em



MAXENT, versão 3.4 (PHILLIPS, 2009), utilizando 45 pontos de ocorrência, 34 para treinar o modelo e 11 escolhidos aleatoriamente pelo programa para avaliação, além de 10000 pontos de *background*. A extensão de área sobre a qual foi feita a modelagem abrange parte da América do Sul, entre 33.96°W - 74.67°W e 36.87°S – 6.33°N. A prova de *jackknife* foi implementada no mesmo programa para conhecer a contribuição ao ganho regularizado de cada uma das variáveis bioclimáticas ao modelo. Inicialmente o modelo foi realizado utilizando todas as variáveis bioclimáticas derivadas de dados de temperatura e precipitação de Worldclim (HIJMANS et al., 2005) e depois foram escolhidas 13 variáveis com maior valor de ganho regularizado:

- Temperatura média anual (BIO1),
- Amplitude diurna média (média mensal (temperatura máxima – temperatura mínima)) (BIO2),
- Isotermalidade (amplitude diurna média/intervalo anual de temperatura) \*100 (BIO3),
- Sazonalidade da temperatura (desvio padrão\*100) (BIO4),
- Temperatura máxima do mês mais quente (BIO5),
- Temperatura mínima do mês mais frio (BIO6),
- Temperatura média do trimestre mais úmido (BIO8),
- Temperatura média do trimestre mais seco (BIO9),
- Temperatura média do trimestre mais frio (BIO11),
- Precipitação do mês mais seco (BIO14),
- Precipitação do trimestre mais úmido (BIO16),
- Precipitação do trimestre mais quente (BIO18) e
- Precipitação do trimestre mais frio (BIO19).

A significância e o desempenho do modelo foram visualizados com a curva de omissão e com o valor da área sob a curva (AUC, siglas em inglês) característica operacional do receptor (ROC, siglas em inglês), respectivamente.

O arquivo gerado em formato *raster* com os dados da transformação *cloglog* (*Complementary log-log transformation*) para obter os valores de probabilidade de ocorrência segundo a adequação do ambiente foi incluído no mapa final junto com a distribuição conhecida da espécie. Os valores de probabilidade de ocorrência vão de 0-1, em uma escala de cores de azul a vermelho.

Os dados de biologia compilados foram obtidos da informação das etiquetas dos espécimes e a partir das observações realizadas durante as saídas de campo. Estes dados consistem principalmente de: o tipo de planta, o habitat onde foi coletado, a quantificação do tamanho das colônias e as datas em que se registra a presença dos machos. Também descrevemos as características ambientais dos lugares de ocorrência a partir de dados de temperatura, precipitação e elevação extraídas de Worldclim 2.0 resolução de 2.5 minutos no software DIVA-GIS, versão 7.5 (HIJMANS et al., 2012).

### 2.3 DESCRIÇÃO DA VARIAÇÃO MORFOLÓGICA

Na análise morfológica e descrição de *T. atriceps* foram medidas 24 operárias, seis rainhas e três machos de diferentes localidades ao longo das áreas de distribuição da espécie. As observações dos espécimes foram realizadas com um estereomicroscópio WILD Heerbrugg M54, inspecionando por caracteres que podiam apresentar variação. A terminologia das asas foi baseada em Yoshimura e Fisher (2011) e Boudinot et al. (2013). Também realizamos dez medições morfométricas:

Comprimento da cabeça (CC): Em vista frontal da cabeça, o máximo comprimento desde a margem anterior do clipeo até a margem posterior da cabeça.

Largura da cabeça (LC): Em vista frontal da cabeça, a máxima distância entre as margens laterais da cabeça.

Comprimento do escapo (CE): Em vista frontal, comprimento máximo do escapo, excluindo seu côndilo.

Comprimento do olho (CO): Com o olho no plano focal, comprimento máximo do olho.

Largura do olho (LO): Com o olho no plano focal, largura máxima do olho, perpendicular ao CO.

Distância mínima entre carenas (DMC): Em vista frontal, distância mínima entre as carenas frontais.

Comprimento do mesossoma (CM): Em vista lateral do mesossoma, distância máxima desde o ponto mais anterior do pronoto até a porção mais posterior da metapleura.

Largura do mesoescuto (LES): Em rainhas e machos, com o mesossoma em vista dorsal, largura máxima do mesoescuto.

Largura do pronoto (LP): Em operárias, com o mesossoma em vista dorsal, largura máxima do pronoto.

Comprimento das asas (CA): Em machos e rainhas, a máxima distância entre a base das veias esclerotizadas da asa anterior à margem distal da asa.

Comprimento da metatíbia (CMT): Em vista posterior, comprimento máximo da metatíbia.

E calculamos os seguintes índices:

Índice da cabeça (IC):  $LC/CC \cdot 100$

Índice do escapo (IE):  $CE/CC \cdot 100$

Dentre todos os espécimes observados, tentamos separar aqueles com o fenótipo das subespécies, utilizando como critério principalmente o IE. Dezenove operárias, três rainhas e três machos correspondiam à *T. a. atriceps*, e as outras cinco operárias e três rainhas a *T. a. breviscapum*. Além disso, foram medidas o CC e o CE de outras 20 operárias, 10 de uma colônia de *T. a. breviscapum* e 10 de uma colônia de *T. a. atriceps*, para comparar a variação dentro das colônias. Os lectotipos de *T. a. atriceps* e *T. a. breviscapum* foram medidos a partir de fotografias tiradas de <https://antweb.org/> (CASENT0904029 e CASENT0909768), utilizando o programa IMAGEJ, versão 1.3 (RASBAND, 1997-2012).

Fotografias de alta resolução dos espécimes foram tiradas com um estereomicroscópio Leica MZ16, câmera fotográfica Leica DFC 500, módulo Leica LAS 3D viewer LAS Montage versão 4.7. Com o propósito de examinar em maior detalhe a pilosidade e tegumento das formigas foram geradas imagens de microscopia eletrônica de varredura (MEV) da cabeça e o mesossoma de operárias e rainhas no Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR, utilizando um microscópio JEOL JSM 6360-LV, em condições de baixo vácuo (12-18 Pa), com uma voltagem de aceleração de 15 kV e sem revestimento dos espécimes.

#### 2.4 EXTRAÇÃO E SEQUENCIAMENTO DO DNA

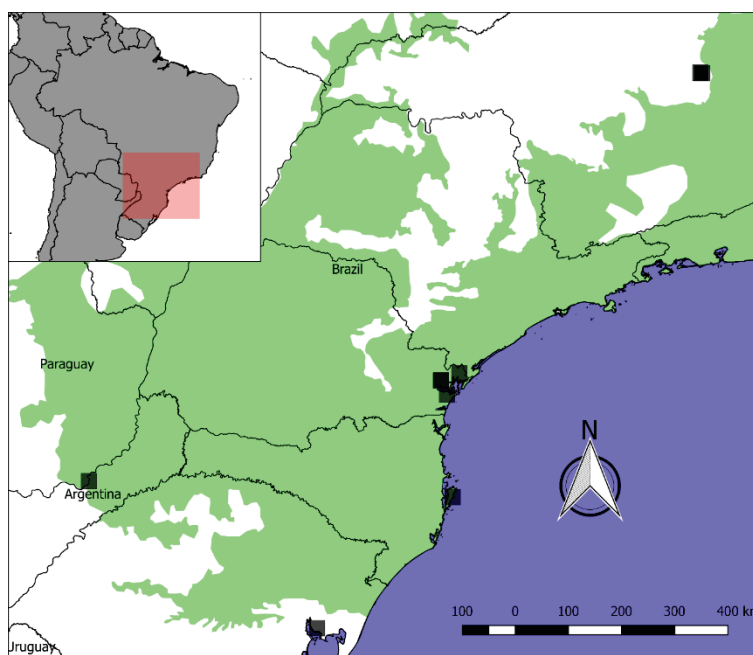
Na extração de DNA foram utilizadas nove operárias de *Tapinoma atriceps*, de sete localidades diferentes, tentando abranger toda a sua distribuição conhecida (TABELA 3; FIGURA 3). Cada amostra foi coletada em diferentes momentos e sítios, uma vez que se espera que correspondam a colônias diferentes. A amostra de Misiones, Argentina, foi recebida como doação da WEMC. As formigas da amostra Serra do Cipó 1 foram identificadas como a subespécie *T. a. breviscapum* e as outras como *T. a. atriceps*. Espécimes voucher das amostras encontram-se depositadas no DZUP.

TABELA 3 – LOCALIDADES AMOSTRADAS PARA A EXTRAÇÃO DO DNA DE *TAPINOMA ATRICEPS*

Pais	Estado	Coordenada geográfica (long, lat)	Data de coleta	Nome amostras	Código único
Argentina	Misiones	-55.5937, -27.2846	2007-12-28	Misiones	DZUP 548801
Brasil	MG	-43.5509, -19.2479	2017-06-25	Serra do Cipó 1	DZUP 548800
Brasil	MG	-43.5167, -19.2544	2017-06-26	Serra do Cipó2	DZUP 548799
Brasil	PR	-48.6613, -25.3059	2016-07-10-13	Antonina 1	DZUP 548798
Brasil	PR	-48.6599, -25.2966	2016-10-29	Antonina 2	DZUP 548797
Brasil	PR	-48.2980, -25.1636	2016-10-08	Guaraqueçaba	DZUP 548784
Brasil	PR	-48.5416, -25.5836	2016-04-28	Paranaguá	DZUP 548786
Brasil	RS	-51.1013, -30.1804	2016-12-27	Porto Alegre	DZUP 548788
Brasil	SC	-48.4327, -27.5988	2017-02-25	Florianópolis	DZUP 548789

FONTE: O autor.

FIGURA 3 – LOCALIDADES AMOSTRADAS PARA SEQUENCIAMENTO DO DNA



Localidades amostradas para o sequenciamento do DNA de *Tapinoma atriceps*. Em verde o domínio da Mata Atlântica. FONTE: O autor.

A extração do DNA foi feita no Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos da Universidade Federal do Paraná, utilizando o kit de extração Sigma GenElute™ Blood Genomic. Foram amplificados um fragmento do gene mitocondrial COI, e três marcadores nucleares, *wingless* (WG), *long-wave rhodopsin* (LWR), e *exon-primed intron crossing* (EPIC1281). Utilizaram-se vários marcadores para comparar se estes apresentam diferentes níveis de variação. As sequências de nucleotídeos dos primers e referências destes encontram-se na TABELA 4. A amplificação do DNA foi realizada por Reação em Cadeia da Polimerase (PCR em inglês) com um volume final da reação de 25 µL contendo: buffer (10x), MgCl<sub>2</sub> (1.5 mM), dNTPs (0.6 mM cada), dois primers (0.6 µM cada), DNA *Taq* polimerase Platinum (2U, Invitrogen) e 3 µL de DNA da amostra. As condições das PCRs para o marcador COI foram: desnaturação inicial a 94°C por 2 min, a seguir 32 ciclos de 94°C por 45 segundos de desnaturação, 45°C por 45 segundos de pareamento, 72°C por 1 min de extensão e uma extensão final a 72°C por 5 min; para o marcador WG as condições foram: 95°C por 5 min de desnaturação inicial, seguido de 35 ciclos de 92°C por um min de desnaturação, 58°C por 1 min de pareamento, 70°C por 2 min de extensão e uma extensão final a 72°C por 6 min; para o marcador LWR

as condições foram: desnaturação inicial a 95°C por 5 min, seguido de 35 ciclos de 94°C por 1 min de desnaturação, 56°C por 1 min de pareamento, 70°C por 1 min de extensão e uma extensão final a 72°C por 5 min; e finalmente as condições do marcador EPIC1281 foram: uma desnaturação inicial a 95°C por 5 min, seguido de 35 ciclos de 92°C por 1 min de desnaturação, 60°C por 1 min de pareamento, 70°C por 2 min de extensão e uma extensão final a 72°C por 6 min. Posteriormente, os produtos das amplificações foram verificados por eletroforeses em gel de agarose, e depois purificados com PEG 8000. O sequenciamento do DNA foi realizado no Núcleo de Fixação de Nitrogênio, do departamento de Bioquímica da UFPR pelo método Sanger em um sequenciador Genetic Analyzer Applied Biosystems 3500xL.

TABELA 4 – INICIADORES DOS MARCADORES MOLECULARES

Marcador	Iniciador	Sequencia (5'-3')	Referência
COI	LCO1490	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG	FOLMER et al., 1994
COI	HCO2198	TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	FOLMER et al., 1994
WG	Wg578F	TGCACNGTGAARACYTGCTGGATGCG	WARD; DOWNIE, 2005
WG	Wg1032R	ACYTCGCAGCACCARTGGAA	ABOUHEIF; WRAY, 2002
LWR	LR143F	GACAAAGTKCCACCRGARATGCT	WARD; DOWNIE, 2005
LWR	LR639ER	YTTACCGRTTCCATCCRAACA	WARD; DOWNIE, 2005
EPIC1281	EPIC1281F	GACGCAGGTTGYAACGAAATCAC	STRÖHER et al., 2013
EPIC1281	EPIC1281R	GCCRCTAATATCCAGCTTCACGAG	STRÖHER et al., 2013

FONTE: O autor.

## 2.5 ANÁLISES DE DADOS GENÉTICOS

Os eletroferogramas dos *contigs* de cada marcador, resultados do sequenciamento, foram utilizados para obter as sequências consenso com os programas Pregap4, versão 1.6, e Gap4, versão 4.11.2 no pacote *Staden Package* (STADEN, 1996). As sequências foram alinhadas com *Muscle*



(EDGAR, 2004) no programa MEGA, versão 6.0 (TAMURA et al., 2013) e traduzidas a aminoácidos inspecionando por inserções/deleções (indels) ou códons de parada. O número de sítios polimórficos foi calculada com DnaSP, versão 5 (LIBRADO; ROZAS, 2009) e a composição de nucleotídeos com MEGA. Os modelos de substituição e partições foram determinados com PartitionFinder, versão 2.1 (LANFEAR et al., 2012). Para analisar a variação entre as sequências, calculamos a distância pareada para cada marcador e construímos duas árvores de relacionamento de máxima verossimilhança com o modelo de substituição de nucleotídeos Tamura-Nei + G (TAMURA; NEI, 1993) e 1000 repetições *bootstrap*. A primeira foi construída utilizando todos os marcadores e somente as amostras de *T. atriceps*, enquanto que a segunda árvore foi feita com os marcadores COI, LWR e WG utilizando como grupos externos as espécies *T. melanocephalum*, *T. nigerrimum*, *T. opacum*, *T. ramulorum inrectum* e *T. subtile*, para testar a monofilia de *T. atriceps*. As sequências desses grupos externos foram obtidas da base de dados GENBANK (códigos de acesso KX054883.1, KY426679.1, DQ353340.1, GU709720.1, KM579349.1, HE963099.1, DQ353067.1, HE963102.1, DQ353214.1, EF013646.1, KM597401.1, FJ940009.1 e KM579350.1) e de BOLD (ASLAM1439-11). Para analisar a variação entre as sequências para cada um dos marcadores, foram construídas redes de haplótipos com TCS (CLEMENT et al., 2002) em POPART, versão 1.7 (LEIGH, & BRYANT, 2015).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E BIOLOGIA

No total compilamos 45 registros de diferentes localidades de *Tapinoma atriceps* (FIGURA 4). Os registros da distribuição mostram que essa formiga ocorre em ambientes tropicais e subtropicais da América do Sul entre os 16°S e 30°S de latitude, aproximadamente, na Argentina, Brasil e Paraguai. No Brasil essa espécie ocorre nos estados de Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina e São Paulo. Na Argentina e Paraguai *T. atriceps* é conhecida exclusivamente da província de Misiones e do departamento de Canindeyú, respectivamente. Nos estados de MS e RS, a espécie é conhecida de uma única localidade e a maioria das ocorrências no Brasil (cerca de 63% dos registros) são da Serra do Mar (APÊNDICE 1).

Todos os registros de *T. atriceps* encontram-se no domínio da Mata Atlântica ou em seus limites com outros biomas terrestres como o Cerrado ao Norte e o Pampa ao Sul. Essa formiga ocorre nas seguintes ecorregiões segundo DINERSTEIN et al. (2017): Florestas do interior da Bahia (em Minas Gerais), Florestas costeiras da Serra do Mar (no Paraná, Rio de Janeiro, Santa Catarina e São Paulo), e Floresta Atlântica do Alto Paraná (Canindeyú e Misiones).

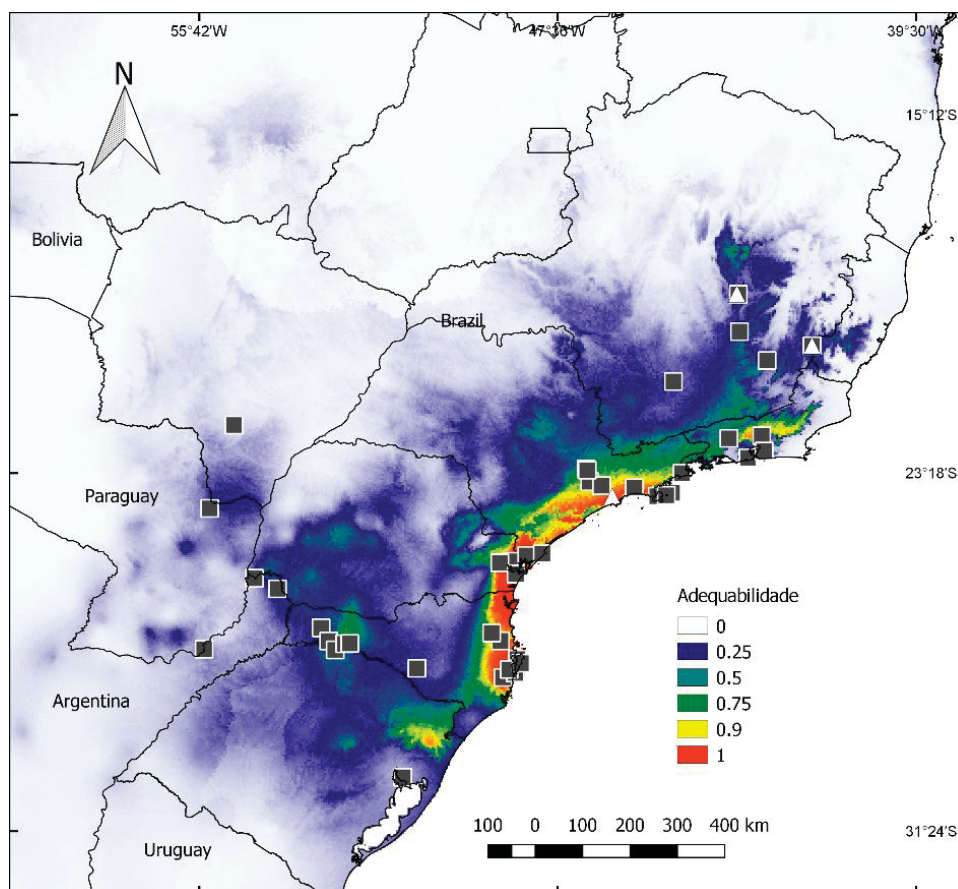
A partir do mapa gerado com a modelagem de nicho podemos identificar algumas áreas com alta probabilidade de ocorrência para *T. atriceps*: ao nordeste de Rio Grande do Sul, na Serra Gaúcha, ao longo do litoral brasileiro e a Serra do Mar desde Santa Catarina até Rio de Janeiro. Outras áreas com condições favoráveis para a ocorrência da espécie encontram-se no Sul do estado de Minas Gerais, em áreas próximas à Serra do Mar, no Centro e Sudeste do mesmo estado, particularmente na região montanhosa, e na divisa com o estado de Espírito Santo onde provavelmente ocorre; no interior de São Paulo; e no interior de Paraná e Santa Catarina.

Os valores do AUC do modelo, a partir dos dados de treinamento e de avaliação foram 0.988 e 0.949 respectivamente (APÊNDICE 2). A curva de omissão dos dados foi bastante próxima à omissão predita, mostrando um bom rendimento do modelo (APÊNDICE 3). As variáveis com maior percentagem de contribuição ao ganho regularizado foram a precipitação do trimestre mais frio

(BIO18), a temperatura média do trimestre mais frio (BIO11), a sazonalidade da temperatura (BIO4) e a amplitude diurna média (BIO2) (somando 83.1% de contribuição) e na análise de *jackknife* as variáveis mais importantes (com maior ganho regularizado e AUC) foram a temperatura média do trimestre mais frio, a sazonalidade da temperatura e a temperatura média do trimestre mais seco (BIO 9) (APÊNDICE 4-6).

Com respeito à distribuição das subespécies, *T. a. atriceps* ocorre em todos os estados da distribuição conhecida da espécie, enquanto que *T. a. breviscapum*, que só era conhecida no estado de São Paulo, na localidade, no município de Cubatão, estação Raiz da Serra (FOREL, 1908), agora também é registrada em duas localidades do estado de Minas Gerais, na Serra do Cipó e no Parque Nacional do Caparaó. As duas subespécies de *T. atriceps* ocorrem em simpatria em Minas Gerais, os ninhos de *T. a. atriceps* e *T. a. breviscapum* coletados na Serra do Cipó estavam aproximadamente a sete quilômetros de distância um do outro, em diferentes capões de floresta estacional semidecidual. Possivelmente estas subespécies também ocorrem em simpatria em São Paulo (FIGURA 4).

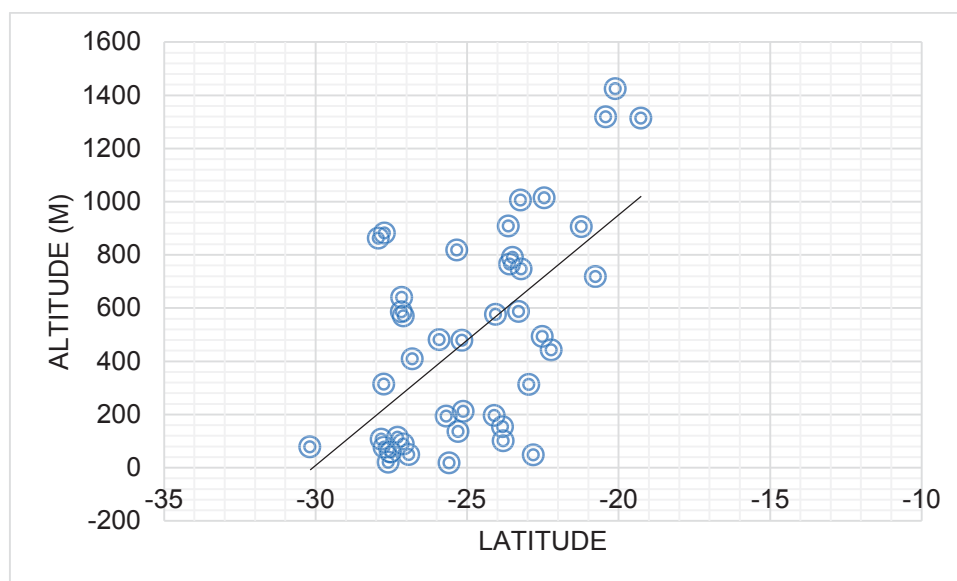
FIGURA 4 – DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E MAPA DE ADEQUABILIDADE DE *TAPINOMA ATRICEPS*



Registros de *T. a. atriceps* em quadrados pretos; registros de *T. a. breviscapum* em triângulos brancos. Escala de cores mostram probabilidade de ocorrência em função da adequação ambiental. FONTE: O autor.

As localidades onde ocorre *Tapinoma atriceps* caracterizam-se por apresentar um clima predominantemente temperado, com temperatura média anual entre 16 e 23°C e precipitações anuais entre 1254 e 2416 mm. A temperatura mínima média anual mais baixa é de 11°C em Santa Catarina e a temperatura máxima média anual mais alta de 28°C no Paraguai, no bosque Mbaracayú. A precipitação anual mais baixa é de 1254 mm Viçosa, Minas Gerais e a mais alta de 2416 mm em Salesópolis, São Paulo. A altitude varia desde o nível do mar ao longo do litoral Sul do Brasil, entre Santa Catarina e Rio do Janeiro, até 1400 m de elevação na Serra Caraça, Minas Gerais. Uma ligeira tendência foi observada em relação com o aumento da altitude com latitudes mais tropicais (FIGURA 5).

FIGURA 5 – VARIAÇÃO DA ALTITUDE COM A LATITUDE NA DISTRIBUIÇÃO DE *TAPINOMA ATRICEPS*



Linha de tendência obtida por regressão lineal. FONTE: O autor.

Sobre a biologia de *T. atriceps*, com as informações obtidas da literatura, sabemos que essa espécie é uma formiga arborícola que faz ninhos em cavidades da vegetação (FIGURA 6). Esses ninhos podem ser encontrados no estrato de sub-bosque, mas também há registros de um ninho coletado no dossel. Além disso, as poucas coletas conhecidas com *pitfall* sugerem que *T. atriceps* não costuma forragear ou fazer ninhos no solo. Comumente essas formigas são coletadas de maneira manual enquanto forrageiam na vegetação ou quebrando galhos para achar os ninhos, mas também podem ser coletadas utilizando iscas de sardinha ou glucose (LUTINSKI, et al., 2013) e raras vezes com *pitfall*. Existem registros de ninhos em Bambussoideae (Poaceae; FOREL, 1908), *Acacia* sp. (Fabaceae; EIDMANN, 1936) e em internódios de *Merostachys* sp. (Poaceae; LOZOVEI, 2001). Em Antonina, PR, coletamos ninhos em plantas das famílias Arecaceae, Piperaceae e com maior frequência em Melastomataceae (APÊNDICE 7). Algumas operárias foram coletadas forrageando sobre Zingiberaceae, Heliconiaceae e Bromeliaceae, comumente em pouco número, 1 a 4 operárias por folha. De nove ninhos de *T. atriceps* coletados em nossas saídas de campo, o maior teve 312 operárias. Na maioria das vezes, as colônias tinham uma única rainha, mas podem ocorrer casos de poliginia, conforme observamos em duas ocasiões, em Antonina, PR, em que

ninhos tinham quatro rainhas. Também coletamos machos e rainhas com asas. A maioria dos machos foram registrados entre os meses de outubro a dezembro, o que possivelmente deve estar associado à época de reprodução dessas formigas.

FIGURA 6 – GALHO COM COLÔNIA DE *TAPINOMA ATRICEPS*



Ninho coletado na Serra do Cipó, Minas Gerais. Fotografia: Flávio Siqueira.

Em duas ocasiões encontramos outras espécies de formigas dentro dos ninhos de *Tapinoma atriceps*: em Antonina, dentro de um galho de Melastomataceae encontramos *T. atriceps* junto com *Solenopsis* sp., e na Serra do Cipó, MG, encontramos duas operárias de *Camponotus* sp.. Estas últimas apresentavam traços morfológicos similares à rainha de *T. atriceps*, como o tamanho, coloração do corpo marrom escuro, coxas e trocânter mais amareladas (APÊNDICE 8).

### 3.2 VARIAÇÃO MORFOLÓGICA

#### *Tapinoma atriceps atriceps*

##### Operária (FIGURAS 7, 8)

Medidas (n=19): CC  $0.58 \pm 0.04$  (0.52-0.64), LC  $0.50 \pm 0.03$  (0.42-0.55), CE  $0.57 \pm 0.04$  (0.50-0.63), CO  $0.13 \pm 0.01$  (0.12-0.14), LO  $0.10 \pm 0.004$  (0.10-0.11), DMC  $0.18 \pm 0.01$  (0.16-0.20), CM  $0.69 \pm 0.06$  (0.60-0.78), LP  $0.36 \pm 0.06$  (0.30-



0.56), CMT  $0.54 \pm 0.05$  (0.48-0.62), IC  $85.68 \pm 3.37$  (78.12-91.18), IE  $97.53 \pm 3.24$  (93.44-103.57).

Tamanho pequeno (CM 0.60-0.78). Cápsula cefálica oval, cabeça mais comprida do que larga, margem posterior ligeiramente convexa, reta ou ligeiramente côncava. Palpos filiformes, fórmula palpal 6:4; palpo maxilar quando dirigido à região posterior da cabeça atingem até a metade da cápsula cefálica ou além; mandíbula triangular, com dente apical grande, seguido de um dente pré-apical menor, terceiro dente menor que o pré-apical e que o quarto dente, seguido de pequenos dentículos diminuindo em tamanho até atingir a margem basal. Margem anterior do clipeo ligeiramente emarginada medialmente, margem posterior convexa entre as carenas frontais. Carenas frontais curtas, divergindo posteriormente, separadas por uma distância mínima que é maior que o comprimento do olho (DMC 0.16-0.22). Antena inserida no  $\frac{1}{4}$  anterior da cabeça, separadas pela porção posterior do clipeo. Antena com 12 segmentos, escapo de comprimento variável, mas sempre atingindo ou superando a margem posterior da cabeça (IE 93.44-103.57). Olho composto bem desenvolvidos (CO 0.12-0.14), localizado na metade anterior da cápsula cefálica, sem atingir a margem lateral quando a cabeça está em vista frontal. Em vista lateral do mesossoma, pronoto e mesonoto formando uma superfície contínua e convexa, sutura promesonotal completa, sulco metanotal fracamente marcado. Propódeo com uma face antero-dorsal curta que continua com o declive propodeal formando um ângulo definido; a face anterior-dorsal entre  $\frac{1}{3}$  do comprimento do declive propodeal. Tíbia anterior com esporão pectinado, tíbias média e posterior com esporão simples; garras tarsais simples, curvadas. Espiráculo propodeal circular e pequeno, localizado entre a face posterior e lateral do propódeo, na metade da distância do declive propodeal. Abertura da glândula metapleurar no canto pósterio-lateral do propódeo, circular, projetada posteriormente (FIGURA 8B). Escama peciolar reduzida; ventre do pecíolo com lobo convexo na região posterior.

Tegumento delicado que se colapsa facilmente; debilmente imbricado (FIGURA 8), com exceção do pecíolo que é liso; corpo coberto por pubescência fina, curta e pressa; pubescência escassa a ausente na região ventral da cabeça, região pósterio-lateral do pronoto e região antero-ventral da mesopleura; palpos

cobertos com setas muito curtas e eretas; mandíbulas cobertas por setas sub-eretas; margem anterior do clipeo com seis setas eretas longas, projetadas anteriormente; dorso da cabeça com pubescência curta, pressa, relativamente espaçada (FIGURA 8A); cabeça, antenas e mesossoma sem setas eretas, coxas com um par de setas ventrais; abertura da glândula metapleurar com uma série de setas minúsculas dirigidas posteriormente; região anteroventral do pecíolo com seis setas eretas; tergos do gáster com setas em fileira transversa na porção posterior, tergo I do gáster com duas setas, tergo II com 2-4 setas, tergo III com 4-6 setas, tergo IV com 6-10 setas. Esternos I-III do gáster cada um com 2-4 setas eretas perto da margem posterior, esterno IV com duas setas.

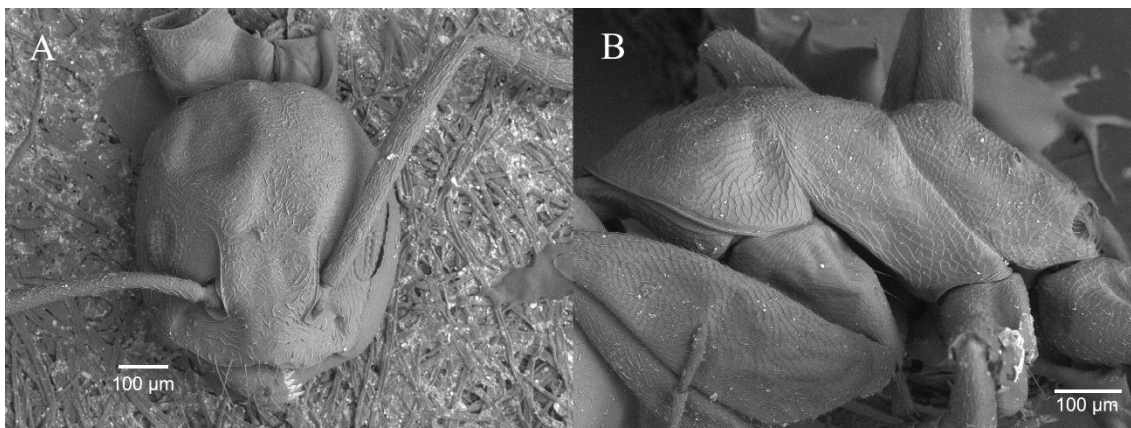
Corpo com padrão bicolorido. Cápsula cefálica e gáster marrons; antenas, mesossoma, pernas e pecíolo amarelo pálido ou branco; mesossoma com mancha marrom na mesopleura, porém, também pode se estender até a metapleura e nos lados do propódeo.

FIGURA 7 – OPERÁRIA DE *TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS*



A. Vista frontal da cabeça. B. Vista dorsal do mesossoma. C. Vista lateral do corpo. FONTE: O autor.

FIGURA 8 – IMAGENS DE MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA DA OPERÁRIA DE *TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS*



A. Vista frontal da cabeça. B. Vista lateral do mesossoma. FONTE: O autor.

#### Rainha (FIGURAS 9-11)

Medidas (n=3): CC  $0.73 \pm 0.03$  (0.70-0.76), LC  $0.68 \pm 0.04$  (0.64-0.71), CE  $0.60 \pm 0.02$  (0.58-0.62), CO  $0.18 \pm 0.02$  (0.17-0.20), LO  $0.15 \pm 0.01$  (0.14-0.16), DMC  $0.21 \pm 0.02$  (0.20-0.24), CM  $1.23 \pm 0.13$  (1.08-1.32), LES  $0.65 \pm 0.12$  (0.52-0.76), CA (n=1) 2.92, CMT  $0.66 \pm 0.04$  (0.62-0.70), IC  $93.58 \pm 3.17$  (91.43-97.22), IE  $82.59 \pm 0.91$  (81.58-83.33).

Em vista completa da cabeça, cápsula cefálica quase quadrada com margem lateral ligeiramente convexa, canto posterior curvo e margem posterior ligeiramente reta a convexa (IC 91.43-97.22); Margem anterior do clipeo ligeiramente emarginada medialmente; mandíbula triangular, com dente apical grande, seguido de um dente pré-apical menor, terceiro dente menor que o pré-apical e que o quarto dente, seguido de pequenos dentículos diminuindo em tamanho até atingir a margem basal; fórmula dos palpos 6:4, filiformes; carenas frontais amplamente separadas por uma distância igual ou superior ao comprimento do olho (DMC 0.20-0.24), divergindo posteriormente; olho composto bem desenvolvido, em vista completa da cabeça, situados na metade anterior da capsula cefálica, aos lados da cabeça, perto das margens laterais mas sem superar estas; escapo relativamente longo, superando a margem posterior da cabeça por um comprimento inferior ao do pedicelo (IE 81.58-83.33). Em vista lateral do mesossoma, pronoto retangular, pouco visível em vista dorsal; mesoescuto bem desenvolvido formando uma superfície curva continua.

Axila pequena em cada lado das esquinas póstero-laterais do mesoescuto; mesoescutelo com margem anterior quase convexa e margens laterais e posterior curvas; metaescutelo reduzido a uma faixa estreita entre o mesoescutelo e o propódeo; propódeo bem desenvolvido, em vista dorsal mais largo do que o escutelo; espiráculo propodeal situado lateralmente na linha transversal média do propódeo; mesopleura bem desenvolvida, dividida em anepisterno e catepisterno por um sulco oblíquo fracamente marcado; área metapleurale dorsal reduzida, bem delimitada entre mesopleura e propódeo; área metapleurale ventral fusionada com propódeo; tíbia anterior com esporão pectinado, tíbias média e posterior com esporão simples; garras tarsais simples; escama do pecíolo reduzida, pecíolo com lobo postero-ventral desenvolvido; gáster com quatro tergos visíveis dorsalmente; tergo I projetado anteriormente sobre o pecíolo, tergos II-III de tamanho similar, tergo IV mais curto.

A asa anterior apresenta cinco células fechadas (FIGURA 10A): Costal, Sub-marginal, Marginal, Basal e Sub-basal. Veias tubulares; as veias abscissas C, SC+R, M+Cu, M, Rs, Cu e A presentes e as veias transversais 2r-rs e cu-a. Veias M e Cu estendem-se até o quarto mais distal da asa sem atingir a margem externa. A asa posterior apresenta uma única célula (FIGURA 10B), Sub-basal, as abscissas R+Rs, M+Cu e A, e a veia transversal cu-a. lobo jugal ausente; margem posterior das asas com cerdas.

Corpo coberto por pubescência curta, abundante e amarela ou branca, com exceção do dorso do pecíolo que é liso e sem pubescência; mandíbula coberta com setas sub-eretas, palpos cobertos com setas sub-eretas muito curtas; clipeo com seis setas eretas perto da margem anterior, projetadas anteriormente sobre as mandíbulas; dorso da cabeça com pubescência curta, pressa, relativamente espaçada e com aparência bagunçada (FIGURA 11A); dorso do mesossoma sem seta eretas; coxas com um par de setas ventrais; pecíolo com pilosidade ventral dirigida posteriormente; tergo I a IV com 4, 6, 12 e 14 setas eretas, respectivamente, dispostos em fileira transversal, aproximadamente na quarta porção mais posterior do respectivo tergo; esternos do gáster com fileiras de setas eretas também.

Corpo bicolorido. Cor do corpo principalmente marrom escuro com palpos, flagelo da antena, coxas, troncanteres, tíbias, tarsos e pecíolo amarelo

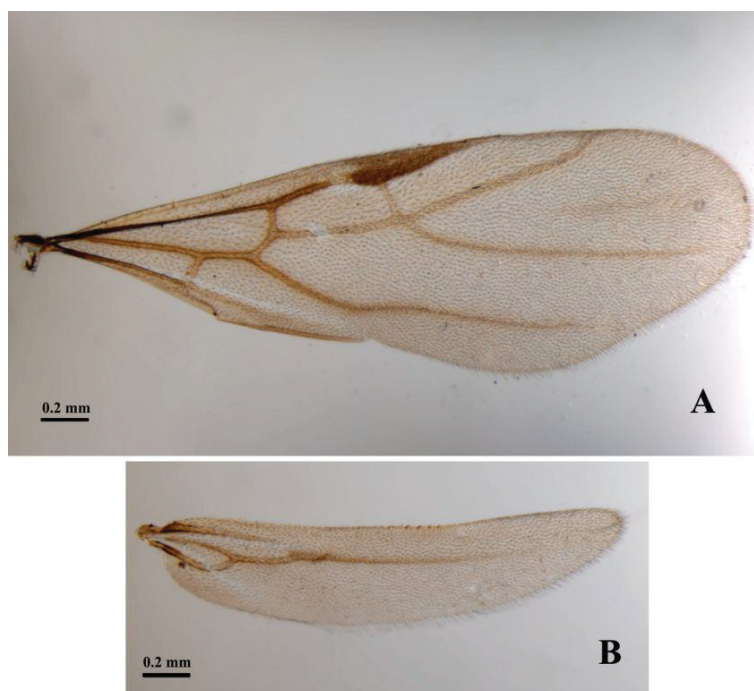
pálido ou branco; propódeo as vezes com mancha amarela pálida ou branca, na porção póstero-dorsal, ao redor da glândula metapleurar. Os tergos do gáster I-III apresentam uma faixa posterior transversal amarela pálida.

FIGURA 9 – RAINHA DE *TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS*

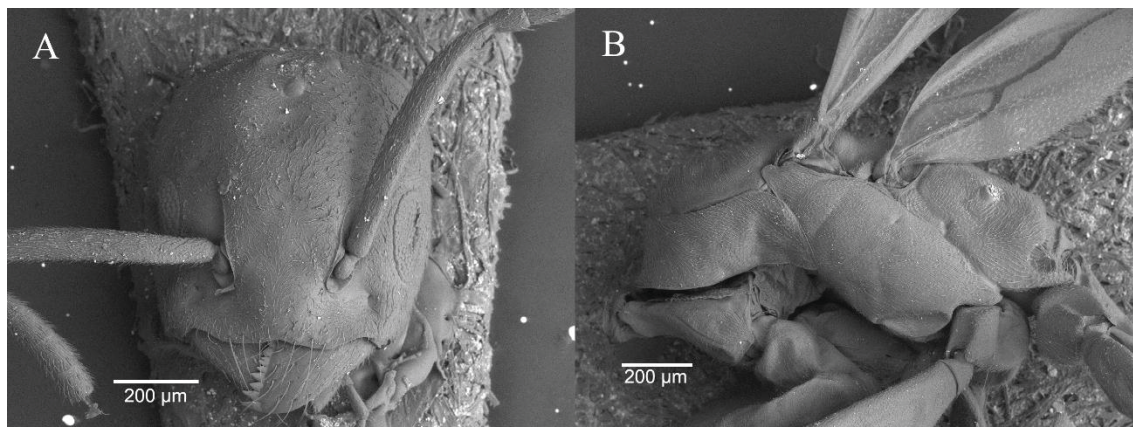


A. Vista frontal da cabeça. B. Vista dorsal do corpo. C. Vista lateral do corpo. FONTE: O autor.



FIGURA 10 – ASAS DA RAINHA DE *TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS*

A. Asa anterior. B. Asa posterior. FONTE: O autor.

FIGURA 11 – IMAGENS DE MEV DA RAINHA DE *TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS*

A. Vista frontal da cabeça. B. Vista lateral do mesossoma. FONTE: O autor.

### Macho (FIGURAS 12, 13)

Medidas (n=3): CC  $0.48 \pm 0.04$  (0.44-0.51), LC  $0.52 \pm 0.02$  (0.50-0.53), CE  $0.36 \pm 0.04$  (0.32-0.41), CO 0.2, LO  $0.17 \pm 0.01$  (0.16-0.18), DMC 0.12, CM  $0.78 \pm 0.08$  (0.72-0.88), LES  $0.5 \pm 0.03$  (0.47-0.52), CA (n=1) 1.81, IC  $104.69 \pm 11.22$  (92.10-113.64), IE  $76.43 \pm 4.60$  (72.73-81.58).

Cabeça arredondada, fórmula palpal, 6:4; mandíbula falcada, margem mastigatória conformada por um dente apical grande seguido de muitos denticulos, finamente serrilhada; margem anterior do clipeo debilmente emarginada, margem posterior do clipeo convexa; olho grande, seu comprimento é quase igual à metade do comprimento da cabeça, redondo, protuberantes, situados na metade anterior da cápsula cefálica; antena com 13 segmentos, escapo longo, alcançando a margem posterior da cabeça ou superando por uma longitude igual ou maior que o pedicelo, flagelo filiforme; pronoto não visível em vista dorsal, em vista lateral, pronoto trapezóide com região posterior maior do que a anterior; mesoescuto bem desenvolvido, bastante convexo em vista lateral; mesoescutelo bastante convexo em vista lateral, projetando-se dorsalmente por cima do nível do mesoescuto; metaescutelo reduzido a um pequeno esclerito transversal; mesopleura brilhante, dividida em anepisterno e catepisterno por um sulco oblíquo, anepisterno com esculturação imbricada, catepisterno liso; área metapleural dorsal reduzida, como um pequeno esclerito ventral à base da asa posterior; espiráculo propodeal redondo, pequeno, localizado na linha média transversal do propódeo; escama peciolar reduzida; cinco tergos gástricos visíveis dorsalmente, tergo I não cobrindo totalmente o pecíolo, tergos II-V de menor tamanho que o tergo I.

A asa anterior apresenta cinco células fechadas, Costal, Sub-marginal, Marginal, Basal e Sub-basal, as veias abscissas C, SC+R, M+Cu, M, Rs, Cu e A presentes e as veias transversais 2r-rs e cu-a. M, Cu e A muito curtas, sem atingir o quarto mais distal da asa. A asa posterior apresenta uma única célula, Sub-basal, as abscissas R+Rs, M+Cu e A, e a veia transversal cu-a. Lobo jugal ausente. Asa anterior e posterior com cerdas longas na margem posterior (FIGURA 13).

Em vista lateral, paramero amplo, semi-triangular, com margem dorsal ligeiramente côncava, ápice truncado, superfície lisa e brilhante, com setas eretas longas perto das margens dorsal e ventral, mas ausentes na face externa do parâmero. Em vista posterior, volsella ligeiramente estreita antes do ápice e projetada para lateralmente (FIGURA 12B, C).

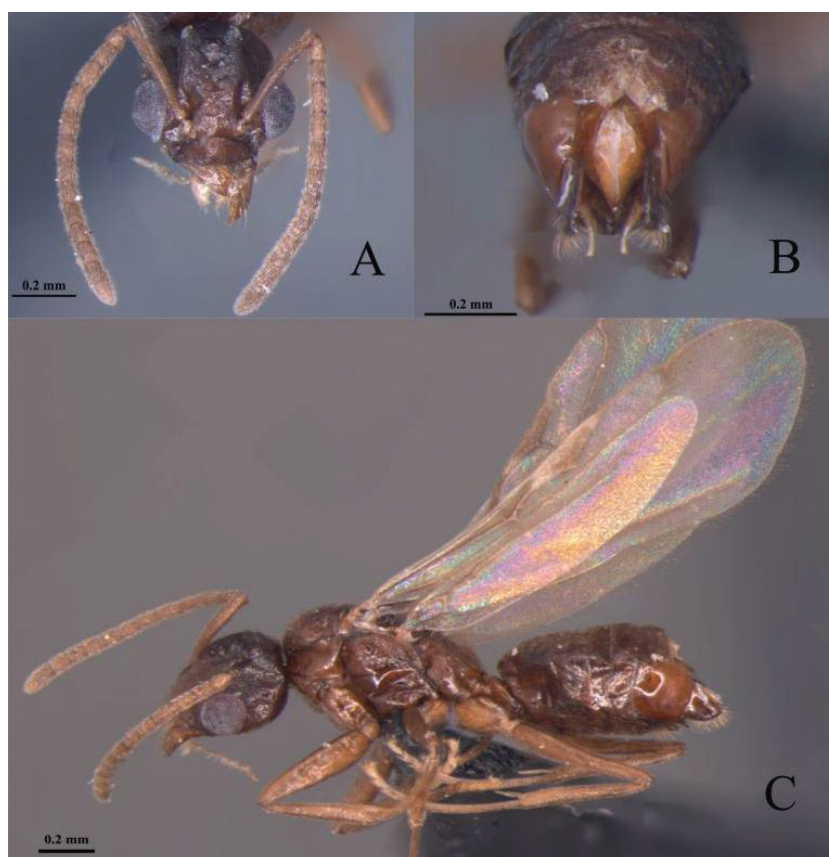
Cabeça, mesoscuto, mesoscutelo e gáster cobertos por pubescência pressa moderada; pubescência escassa a ausente em pronoto, mesopleura,



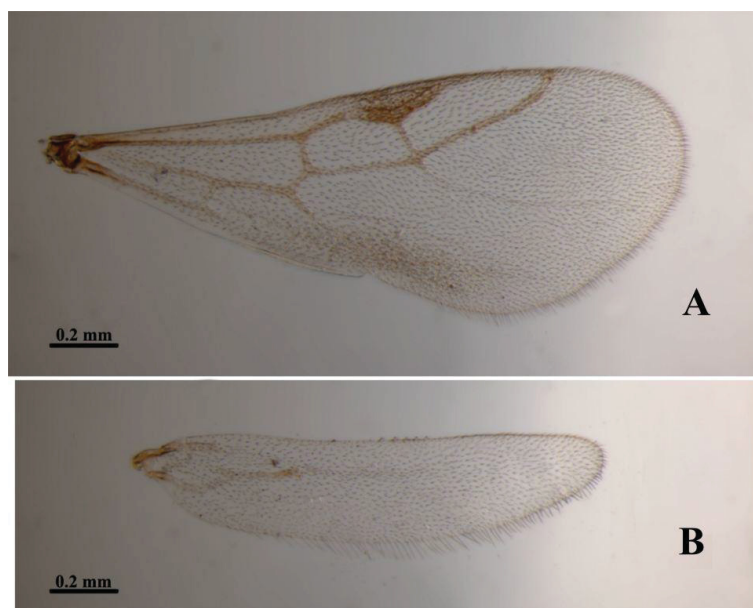
propódeo e pecíolo; mandíbula coberta por pelos longos decumbentes; margem anterior do clipeo com 4 setas longas projetadas anteriormente; antena coberta por pelos curtos sub-decumbentes, pilosidade mais abundante no flagelo; coxas com um par de setas eretas na região ventre-distal; asas cobertas por pelos, curtos e decumbentes, margem posterior da asa com pelos longos; pecíolo com 7 setas ventrais; tergos do gáster sem setas; hipopigídio com muitas setas eretas; primeiro esterno do gáster com 23 (8 posteriores maiores) setas eretas projetadas posteriormente, facilmente visíveis quando o material está no álcool.

Cabeça, mesossoma, pecíolo e gáster marrom escuro; antenas e pernas marrom pálido.

FIGURA 12 – MACHO DE *TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS*



A. Vista frontal da cabeça. B. Vista posterior do gáster com a genitália exposta. C. Vista lateral do corpo. FONTE: O autor.

FIGURA 13 – ASAS DO MACHO DE *TAPINOMA ATRICEPS ATRICEPS*

A. Asa anterior. B. Asa posterior. FONTE: O autor.

Material examinado *T. a. atriceps*: **ARGENTINA**. Misiones, Parque Provincial Teyú Cuaré, 27°17.08'S 55°35.62'W, 28.xii.2007, W. Mackay e E. Mackay col. (1 operária) [WEMC]. **BRASIL**. Mato Grosso do Sul: Dourados, Fazenda Azulão, 22°12'47.99"S 54°55'7.99"W, 10.iii.2006, M. Sant'Ana e A. Vieira cols. (1 operária) [DZUP]. Minas Gerais: Alto Caparaó, Parque Nacional Caparaó, 20°25'9.3"S 41°51'5"W, 5-20.xii.2011, J. Chaul col. (2 machos. 4 operárias) [DZUP]; Serra do Cipó, 19°15'15.79"S 43°30'59.99"W, 26.vi.2016, F. Siqueira col. (1 operária, 1 rainha) [DZUP]. Paraná: Antonina, Reserva Natural Guaricica, 25°17'47.62"S 48°39'35.52"W, 26.xii.2016, C. da Costa col. (1 macho, 1 operária, 1 rainha) [DZUP]; Antonina, Reserva Natural Guaricica, 25°17'47.62" 48°39'35.52", 29.x.2016, M. Escárraga col. (1 operária, 1rainha) [DZUP]; Antonina, Reserva Natural Guaricica, 10-13.vii.2016, M. Escárraga col. (1 operária) [DZUP]; Guaraqueçaba, Reserva Natural Salto Morato, 25°10'55.95"S 48°17'52.67"W, 8.xii.2016, M. Escárraga col. (2 operárias) [DZUP]; Paranaguá, Parque Estadual do Palmito, 25°35'1.06"S 48°32'29.72"W, 28.iv.2016, M. Escárraga col. (1 operária) [DZUP]. Rio Grande do Sul: Rio Grande do Sul, v Ihering col. (1 operária, fotografia Lectotipo, CASENT0904029) [MSNG]; Porto Alegre, Morro São Pedro, 30°10'49.41"S 51°6'4.65"W, L. Kaminski col. (1 operária) [DZUP]. Santa Catarina: Brusque, RPPN Chácara Edith, 27°5'41.55"S

48°53'34.84"W, 28.ii.2013, Y. Gadelha col. (1 operária) [DZUP]; Florianópolis, Naufragados, 27°49'24.28"S 48°33'41.65"W, 19.ii.2016, J. Chaul col. (1 operária) [DZUP]; Florianópolis, Praia Mole, 27°35'55.63"S 48°25'57.71"W, 25.ii.2017, A. Menezes col. (1 operária) [DZUP]; Santo Amaro da Imperatriz, Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, 27°55'21.34"S 48°50'16.64"W, 26.xi.2013, Y. Gadelha col. (1 operária) [DZUP]; Ubatuba, Parque Estadual Serra do Mar, 23°17'56.40"S 44°47'13.20"W, 3-14.iii.2008, F. Esteves e R. Feitosa cols. (1 operária) [MZSP].

*Tapinoma atriceps breviscapum*

Operária (FIGURAS 14, 15)

Medidas (n=5): CC  $0.60 \pm 0.05$  (0.53-0.66), LC  $0.50 \pm 0.05$  (0.45-0.56), CE  $0.49 \pm 0.05$  (0.45-0.56), CO  $0.14 \pm 0.01$  (0.12-0.14), LO 0.10, DMC  $0.19 \pm 0.02$  (0.16-0.22), CM  $0.66 \pm 0.11$  (0.49-0.78), LP  $0.32 \pm 0.04$  (0.28-0.39), CMT  $0.49 \pm 0.08$  (0.39-0.58), IC  $83.66 \pm 1.09$  (82.36-84.85), IE  $81.68 \pm 3.11$  (78.12-84.85).

Tamanho pequeno (CM 0.49-0.78). Cápsula cefálica semi-oval, cabeça mais comprida do que larga, margem lateral quase reta, margem posterior ligeiramente convexa, reta ou ligeiramente côncava. Palpos filiformes, fórmula palpal 6:4; palpo maxilar quando dirigido à região posterior da cabeça atinge a metade da cápsula cefálica ou além; mandíbula triangular, com dente apical grande, seguido de um dente pré-apical menor, terceiro dente menor que o pré-apical e o quarto dente, seguido de pequenos dentículos diminuindo em tamanho até atingir a margem basal. Margem anterior do clipeo ligeiramente emarginada medialmente, margem posterior convexa entre as carenas frontais. Carena frontal curta, carenas divergindo posteriormente, separadas por uma distância mínima que é maior que comprimento do olho (DMC 0.19-0.22). Antena inserida no  $\frac{1}{4}$  anterior da cabeça. Escapo relativamente curto, mas sempre atingindo ou superando a margem posterior da cabeça (IE 78.12-84.85). Olho composto bem desenvolvidos (CO 0.12-0.14), localizado na metade anterior da cápsula cefálica, sem atingir a margem lateral quando a cabeça está em vista frontal. Em vista lateral do mesossoma, pronoto e mesonoto formando uma superfície continua e convexa, sutura promesonotal completa, sulco metanotal fracamente marcado.

Propódeo com forma de cúpula, com uma face antero-dorsal que continua com o declive propodeal sem formar um ângulo definido; a face antero-dorsal é aproximadamente  $1/2$  do comprimento do declive propodeal. Espiráculo propodeal circular e pequeno, localizado entre a face dorsal e lateral do propódeo. Abertura da glândula metapleural no canto póstero-lateral do propódeo, circular, projetada posteriormente (FIGURA 15B). Tíbia anterior com esporão pectinado, tíbias média e posterior com esporão simples; garras tarsais simples, curvadas. Escama peciolar reduzida; ventre do pecíolo com lobo convexo na região posterior.

Tegumento delicado que se colapsa facilmente; debilmente imbricado (FIGURA 15B), com exceção do pecíolo que é liso; corpo coberto por pubescência fina, curta e decumbente; dorso da cabeça com pubescência muito curta decumbente e abundante (FIGURA 15A); pubescência escassa a ausente na região ventral da cabeça, região póstero-lateral do pronoto e região antero-ventral da mesopleura; palpos cobertos com setas muito curtas e eretas; mandíbula coberta por setas sub-eretas; margem anterior do clipeo com seis setas eretas projetadas anteriormente, perto da sua margem anterior; cabeça, antenas e mesossoma sem setas eretas, coxas com um par de setas ventrais; região anteroventral do pecíolo com seis setas eretas; tergos do gáster com setas em fileira transversa na porção posterior, tergo I do gáster com duas setas, tergo II com 2-4 setas, tergo III com 4-6 setas, tergo IV com 6-10 setas. Esternos I-III do gáster cada um com 2-4 setas eretas perto da margem posterior, esterno IV com duas setas.

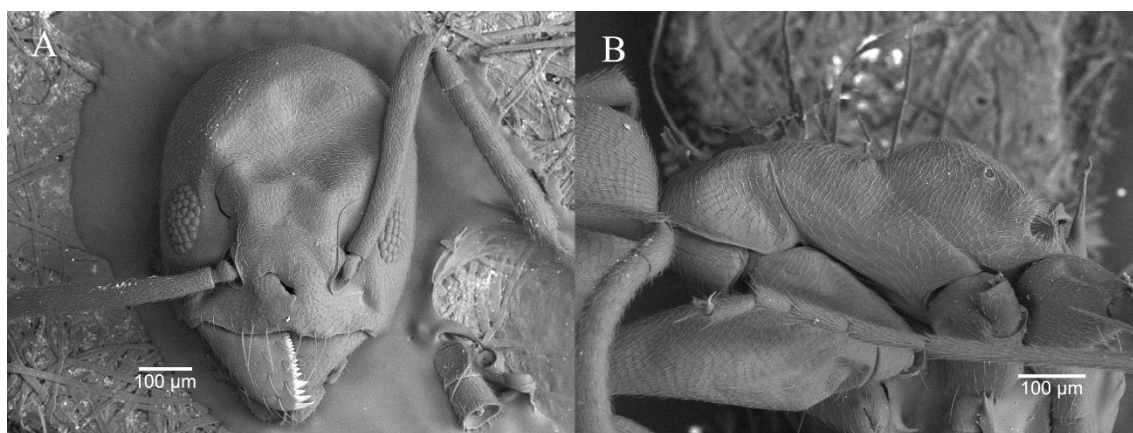
Corpo com padrão bicolorido. Cápsula cefálica e gáster marróns; antenas, mesossoma, pernas e pecíolo amarelo pálido ou branco; mesossoma com mancha marrom na mesopleura e lados do pronoto, porém, também pode ocorrer em metapleura e lados do propódeo, cobrindo quase todo o mesossoma, com exceção da região dorsal.

FIGURA 14 – OPERÁRIA DE *TAPINOMA ATRICEPS BREVISCAPUM*



A. Vista frontal da cabeça. B. Vista dorsal do corpo. C. Vista lateral do corpo. FONTE: O autor.

FIGURA 15 – IMAGENS DE MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA DA OPERÁRIA DE *TAPINOMA ATRICEPS BREVISCAPUM*



A. Vista frontal da cabeça. B. Vista lateral do mesossoma. FONTE: O autor.



### Rainha (FIGURAS 16, 17)

Medidas (n=3): CC  $0.78 \pm 0.02$  (0.76-0.80), LC  $0.66 \pm 0.02$  (0.65-0.68), CE  $0.58 \pm 0.01$  (0.58-0.59), CO 0.22, LO  $0.17 \pm 0.01$  (0.16-0.18), DMC 0.24, CM  $1.40 \pm 0.06$  (1.35-1.46), LES  $0.63 \pm 0.04$  (0.60-0.68), CMT  $0.67 \pm 0.01$  (0.65-0.68), IC  $85.35 \pm 1.35$  (84.21-86.84), IE  $75.04 \pm 2.20$  (72.50-76.32).

Em vista completa da cabeça, cápsula cefálica semi-retangular, claramente mais longa que larga, com margem lateral reta, canto posterior curva e margem posterior reto (IC 84.21-86.84); Margem anterior do clipeo ligeiramente emarginado medialmente; mandíbula triangular, com dente apical grande, seguido de um dente pré-apical menor, terceiro dente menor que o pré-apical e que o quarto dente, seguido de pequenos dentículos diminuindo em tamanho até atingir a margem basal; fórmula dos palpos 6:4, filiformes; carenas frontais amplamente separadas por uma distância igual ou superior ao comprimento do olho (DMC 0.24), divergindo posteriormente; olho composto bem desenvolvido, em vista frontal, situado na metade anterior da cabeça, perto da margem lateral mas sem superar esta; escapo curto, nunca superando a margem posterior da cabeça (IE 72.50-76.32). Em vista lateral do mesossoma, pronoto retangular, pouco visível em vista dorsal; mesoescuto bem desenvolvido, com uma face anterior diferenciada, curta, similar à altura do pronoto e uma face dorsal longa e achatada. Em vista dorsal, axila pequena no canto póstero-lateral do mesoescuto; mesoescutelo com margem anterior quase convexa e margens lateral e posterior curvas; metaescutelo reduzido a uma faixa estreita entre o mesoescutelo e o propódeo; propódeo bem desenvolvido, em vista dorsal mais largo do que o escutelo; espiráculo propodeal situado lateralmente na linha transversal média do propódeo; mesopleura bem desenvolvida, dividida em anepisterno e catepisterno por um sulco oblíquo fracamente marcado; área metapleurar dorsal reduzida; área metapleurar ventral fusionada com propódeo; tibia anterior com esporão pectinado, tíbias média e posterior com esporão simples; garras tarsais simples; escama do pecíolo reduzida, pecíolo com lobo postero-ventral desenvolvido; gáster com quatro tergos visíveis dorsalmente; tergo I projetado anteriormente sobre o pecíolo, tergos II-III de tamanho similar, tergo IV mais curto.

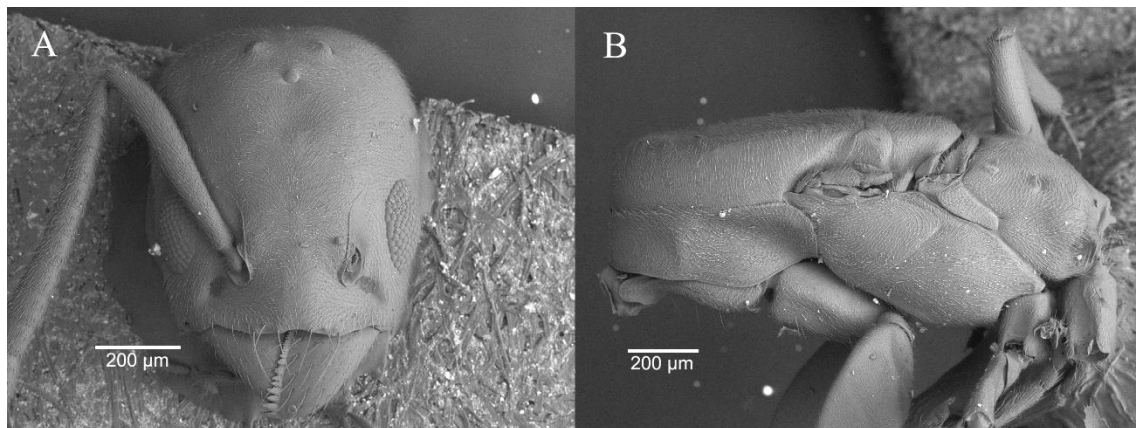
Corpo coberto por pubescência curta, abundante e amarela ou branca, com exceção do dorso do pecíolo que é liso e sem pubescência; mandíbula coberta com setas sub-eretas, palpos cobertos com setas sub-eretas muito curtas; clípeo com um par de setas eretas projetadas anteriormente, perto da margem anterior; margem anterior do clípeo com seis setas eretas projetadas sobre as mandíbulas; dorso da cabeça com pubescência curta, decumbente, e abundante (FIGURA 17A); dorso do mesossoma sem seta eretas; coxas com um par de setas ventrais; pecíolo com pilosidade ventral dirigida posteriormente; tergo I a IV com 4, 6, 12 e 14 setas eretas, respectivamente, dispostos em fileira transversal, aproximadamente na quarta porção mais posterior do respectivo tergo; esternos do gáster com fileiras de setas eretas também.

Corpo bicolorido. Cor do corpo principalmente marrom escuro com palpos, flagelo da antena, coxas, troncanteres, tíbias, tarsos e pecíolo amarelo pálido ou branco; propódeo as vezes com mancha amarela pálida ou branca, na porção póstero-dorsal, ao redor da glândula metapleural. Os tergos do gáster I-III apresentam uma faixa posterior transversal amarela pálida.



FIGURA 16 – RAINHA DE *TAPINOMA ATRICEPS BREVISCAPUM*

A. Vista frontal da cabeça. B. Vista dorsal do corpo. C. Vista lateral do corpo. FONTE: O autor.

FIGURA 17 – IMAGENS DE MEV DAS RAINHAS DE *TAPINOMA ATRICEPS BREVISCAPUM*

A. Vista frontal da cabeça. B. Vista lateral do mesossoma. FONTE: O autor.

Material examinado *T. a. breviscapum*: **BRASIL**. Minas Gerais: Alto Caparaó, Parque Nacional Caparaó, 20°25'9.3"S 41°51'5"W, 5-20.xii.2011, J. Chaul col. (1 operária, 2 rainhas) [DZUP]; Serra do Cipó, CAPIII, i.2013, M. Anjos col. (1 operária) [DZUP]; Serra do Cipó, Capão 11, 19°14'52.37"S 43°33'3.3"W, 25.vi.2017, H. Brant col. (2 operárias, 1 rainha) [DZUP]; São Paulo: Cubatão,

Estação Raiz da Serra, v Ihering col. (1 operária, fotografia, lectotipo, CASENT0909768) [MHNG]

### 3.3 VARIAÇÃO GENÉTICA

Obtivemos as sequências das nove amostras para os marcadores COI, LWR e WG. Não conseguimos obter sequências do marcador EPIC1281 para as amostras de Antonina 2 e Misiones. Os marcadores alinhados tinham um comprimento de 636, 563, 423 e 657 pares de bases para COI, LWR, WG e EPIC1281 respectivamente. A composição de nucleotídeos mostrou um viés de T-A para COI e EPIC1281 (APÊNDICE 9). O marcador com mais sítios polimórficos foi COI (114), seguido de EPIC1281, WG e LWR (TABELA 5) e a distância pareada média entre as amostras foi de 8% (0-11.7%), 2% (0.3-5%), 1.2% (0-3.5%), 0.6% (0-1.9%), para os mesmos marcadores (APÊNDICE 10-13). Serra do Cipó 1 foi a amostra que apresentou maior valor de distância das outras amostras em todos os casos. As amostras Antonina 1, Florianópolis, Paranaguá e Porto Alegre mostraram os menores valores de distância entre elas. Nos marcadores LWR e EPIC1281 foram reconhecidas 11 e 18 indels respectivamente.

TABELA 5 – QUANTIDADE DE SÍTIOS POLIMÓRFICOS E DIVERSIDADE DE NUCLEOTÍDEOS POR MARCADOR

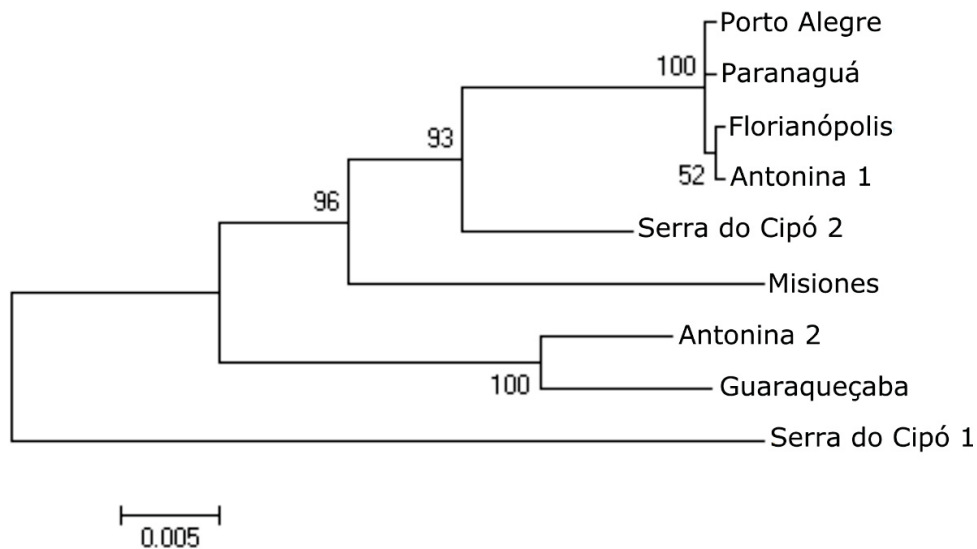
	COI	LWR	WG	EPIC1281
<b>Sítios polimórficos</b>	114	12	15	38
<b>Singleton (duas variantes)</b>	47	9	9	32
<b>Singleton (Três variantes)</b>	8	0	0	0
<b>Diversidade de nucleotídeos (<math>\pi</math>)</b>	0.0693	0.0060	0.0119	0.0192

FONTE: O autor.

A árvore filogenética construída com todos os marcadores (FIGURA 18), agrupou as amostras de Porto Alegre, Paranaguá, Florianópolis e Antonina 1. Serra do Cipó 2 e Misiones foram próximos a este grupo. As amostras de Antonina 2 e Guaraqueçaba também foram agrupadas. Serra do Cipó 1 aparece externa a todas as outras amostras. Incluindo os grupos externos (FIGURA 19), a topologia é a mesma da primeira árvore, e *T. atriceps* aparece monofilética em

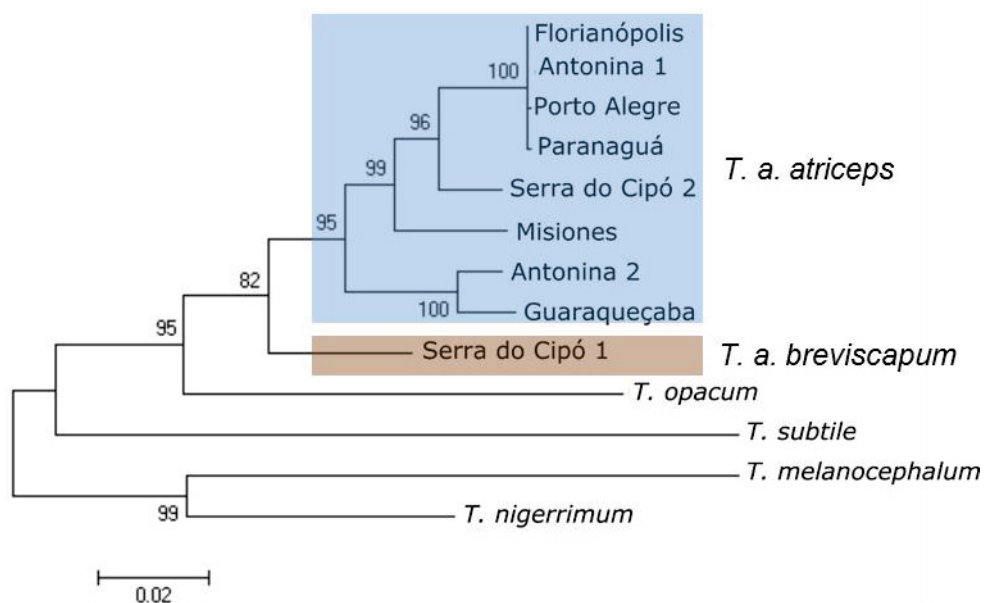
relação a grupos externos, no entanto, o agrupamento Serra do Cipó 1 + as outras *T. atriceps* teve um valor *bootstrap* relativamente baixo (82). Dentre as espécies utilizadas como grupo externo, *T. opacum* foi a mais próxima a *T. atriceps*.

FIGURA 18 – ÁRVORE DE RELACIONAMENTO DE *TAPINOMA ATRICEPS*



Árvore construída com os marcadores concatenados COI, WG, LWR e EPIC1281. FONTE: O autor.

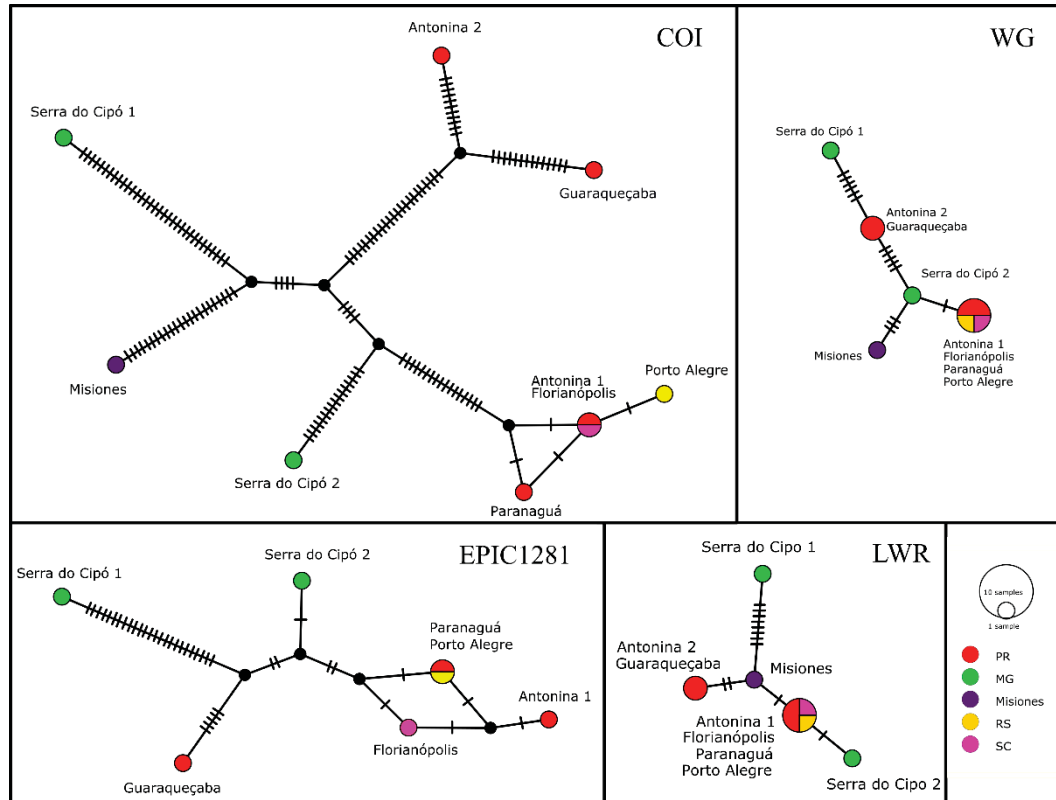
FIGURA 19 – ÁRVORE DE RELACIONAMENTO DE *TAPINOMA ATRICEPS* COM GRUPOS EXTERNOS



Árvore construída com os marcadores concatenados COI, WG e LWR. FONTE: O autor.

O número de haplótipos encontrados para COI, EPIC1281, LWR e WG foi 8, 6, 5 e 5 respectivamente. A relação entre as amostras obtida nas redes dos haplótipos de cada marcador reflete os resultados das árvores de relacionamento, evidente na proximidade entre as amostras de Antonina 1, Florianópolis, Paranaguá e Porto Alegre (as quais pertencem ao mesmo haplótipo nos marcadores WG e LWR), e Antonina 2 junto com Guaraqueçaba, assim como na diferenciação de Serra do Cipó 1 em relação com todas as outras amostras. Na rede de haplótipos de COI pode-se observar um grande número de mutações entre os haplótipos (cada traço representa uma mutação, sejam substituições ou indels), com exceção das amostras Antonina 1, Florianópolis, Paranaguá e Porto Alegre que são bastante similares. Em EPIC1281 e LWR, quase toda a variação está entre Serra do Cipó 1 e as outras amostras. Em todos os marcadores, a amostra de Serra do Cipó 2 aparece geneticamente mais próxima às amostras do Sul, do que com Serra do Cipó 1.

FIGURA 20 – REDES DE HAPLÓTIPOS DE *TAPINOMA ATRICEPS*

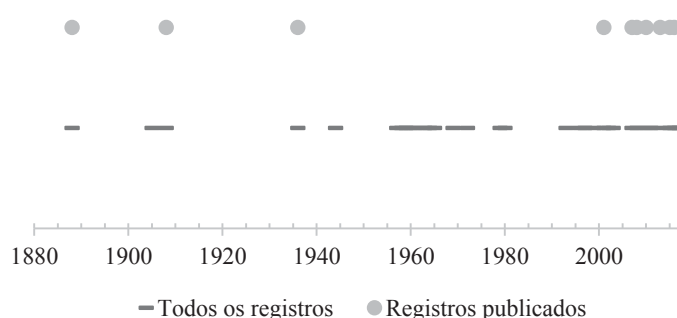


FONTE: O autor.

#### 4 DISCUSSÃO

*Tapinoma atriceps* está amplamente distribuída em florestas da Mata Atlântica do Sul do Brasil, principalmente na Serra do Mar. Historicamente, *T. atriceps* tem sido pouco reportada na literatura. Nas primeiras décadas após sua descrição foram pouco registradas (EMERY, 1888; FOREL, 1908; EIDMANN, 1936) e por mais de 60 anos não existiam registros na literatura. Em 1944 foi coletada no estado de Minas Gerais por H.L. Parker, em 1958 no estado de Santa Catarina e em 1980 no estado do Paraná. Finalizando o século XX, no ano 1996 apareceu o primeiro espécime coletado no Paraguai, no estado de Canindeyú. Entre 1944 e 1999 muitos exemplares de *T. atriceps* haviam sido coletados e depositados em museus, mas não chegaram a ser publicados tais registros (FIGURA 21), talvez pelo fato de terem sido identificados erroneamente como outra espécie. No século XXI *T. atriceps* reaparece na literatura científica com um artigo de A. Lozovei (2001), sobre micro-habitat de mosquitos no Paraná, como fauna associada. No entanto, os maiores números de registros na literatura da formiga ocorreram entre os anos de 2007 e 2016, sendo a maioria deles no estado de Santa Catarina, mas também houve registros na Argentina, Paraná e Mato Grosso do Sul (FARNEDA et al., 2007; WILD, 2007; LUTINSKI et al., 2008; SCHMID et al., 2010; LUTINSKI et al., 2013; HANISCH et al., 2015; GADELHA et al., 2016; DEMETRIO et al., 2017).

FIGURA 21 – REGISTROS HISTÓRICOS DE *TAPINOMA ATRICEPS*



A figura mostra datas de coleta de exemplares de *Tapinoma atriceps* representadas por linhas, enquanto círculos representam registros publicados. FONTE: O autor.

*Tapinoma atriceps* provavelmente ainda não foi reportada em muitas localidades com condições climáticas favoráveis para seu estabelecimento. A presença desta formiga pode estar associada também à presença de formações

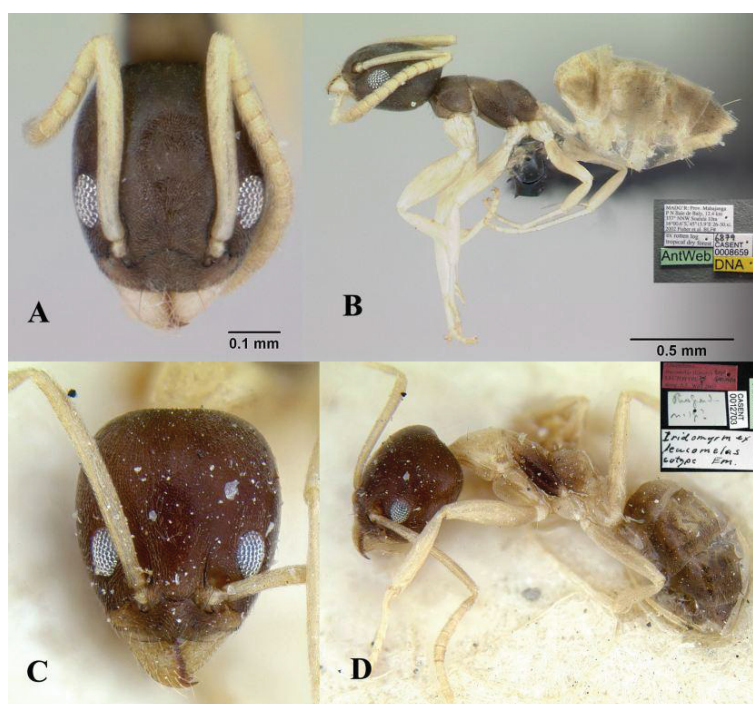
vegetais como a floresta ombrófila densa e a floresta estacional semidecidual. *Tapinoma atriceps* pode estar localmente ausente em áreas da região com fitofisionomias mais abertas e de clima mais seco e quente (e.g., Campos gerais do Paraná) ou até mesmo extinta em lugares que tenha sofrido com o desmatamento devido às atividades agropecuárias, bem como ao estabelecimento de assentamentos urbanos. Vale destacar que a Mata Atlântica historicamente tem perdido grande parte da sua área original (RIBEIRO et al., 2009) e que o desmatamento tem implicações não só para as formigas, mas também para a conservação de toda a biota da região. A distribuição desta espécie também pode estar limitada em sítios onde fatores bióticos, como a presença de predadores ou competidores, impedem o estabelecimento efetivo das populações (TOWNSEND-PETERSON et al., 2011), porém, estes aspectos biológicos são desconhecidos. Devido à preferência desta formiga por ambientes temperados e não muito quentes, há a possibilidade de que as faixas de distribuição diminuam com o aumento da temperatura devido às mudanças climáticas nos próximos anos. Estudos sobre mudanças nas temperaturas extremas diárias nas últimas décadas, já mostram uma diminuição na faixa de temperatura diária, com um aumento na quantidade e temperatura das noites frias (ALEXANDER et al., 2006; MARENGO et al., 2009). Apesar desses fatores limitantes para a distribuição de *T. atriceps*, essa espécie consegue se manter em pequenos fragmentos, capões ou em matas ripárias, segundo evidenciam os registros de localidades como Dourados, MS, e da Serra do Cipó, MG.

*Tapinoma atriceps* distingue-se morfologicamente de outras espécies de *Tapinoma* principalmente no que diz respeito ao seu padrão de cores. Um padrão bicolorido similar é encontrado também em *T. melanocephalum* (FIGURA 22A, B), tal semelhança pode gerar erros de identificação como efetivamente observamos no material que examinamos. Essas duas espécies se diferenciam uma da outra porque *T. melanocephalum* apresenta cabeça e mesossoma marrom escuro, e o gáster amarelo pálido. Similarmente, as operárias da formiga *Linepithema leucomelas* (Emery) tem um padrão de cores semelhante a *T. atriceps*, com cabeça e gáster marrom, antenas mesossoma e pernas amarelo pálido e uma mancha marrom na mesopleura (FIGURA 22C, D), coincidindo também na distribuição, ao Sudeste do Brasil, com registros em MG, PR, RJ,



RS, SC e SP (ANEXO 1, JANICKI et al., 2016) e hábitos arborícolas, pelo qual é muito fácil confundir essas duas espécies em campo, mas com uma lupa podem ser diferenciadas pelas características próprias de cada gênero, tendo *L. leucomelas* uma escama peitoral desenvolvida e um padrão de dentição da mandíbula particular. O significado da semelhança na morfologia, distribuição e biologia entre *T. atriceps* e *L. leucomelas* é desconhecido. A confusão existente na hora de identificar *L. leucomelas*, *T. atriceps* e *T. melanocephalum* pode ter obscurecido por muito tempo o conhecimento sobre a distribuição e biologia dessas formigas.

FIGURA 22 – HÁBITO MORFOLÓGICO DE *TAPINOMA MELANOCEPHALUM* E *LINEPITHEMA LEUCOMELAS*



Vista frontal da cabeça (A) e vista lateral do corpo (B) de *Tapinoma melanocephalum*. Vista frontal da cabeça (C) e vista lateral do corpo (D) *Linepithema leucomelas*. FONTE: antweb.org, Fotografias por April Nobile e Alex Wild

Com respeito à variação morfológica intraespecífica, os caracteres que permitiram observar maior variação nas operárias de *T. atriceps* foram: a relação entre o comprimento da cabeça e do escapo (FIGURA 23), a forma da cabeça e a forma e coloração do mesossoma. Operárias de *T. a. atriceps* apresentam um escapo relativamente longo ( $IE \geq 90$ ), margens laterais da cabeça curvados e mesossoma mais alongado. Estes espécimes apresentaram pouca variação na



coloração do mesossoma, na maioria dos casos com uma mancha restrita à mesopleura, ou atingindo as esquinas póstero-laterais do pronoto e a metapleurá (FIGURA 7). Operárias de *T. a. breviscapum* apresentaram uma menor relação entre o comprimento da cabeça e do escapo ( $IE \leq 85$ ), margens laterais da cabeça mais retas, mesossoma mais curto, em perfil, pronoto e mesonoto mais achatados. O padrão de cores do mesossoma em *T. a. breviscapum* é mais variável, podendo ter uma mancha marrom em mesopleura e lados do pronoto, ou em mesopleura e metapleurá, ou abrangendo quase todo o mesossoma com exceção da região dorsal (comparar FIGURAS 1C, D e FIGURA 14).

FIGURA 23 – GRÁFICO BIVARIADO DO COMPRIMENTO DA CABEÇA E DO ESCAPO EM OPERÁRIAS

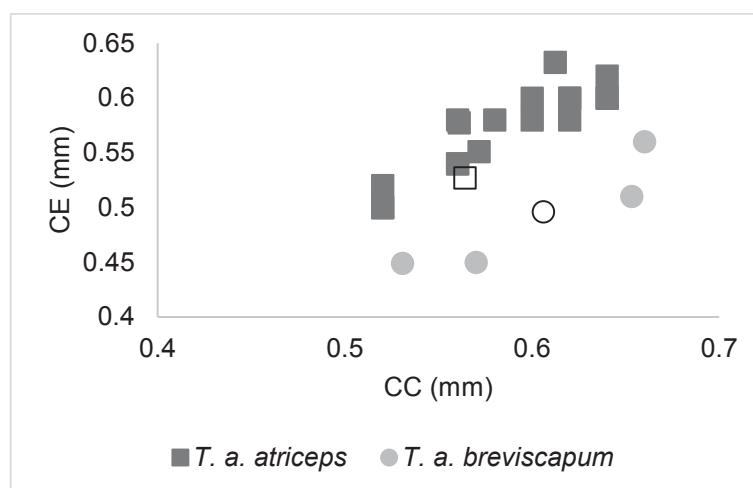
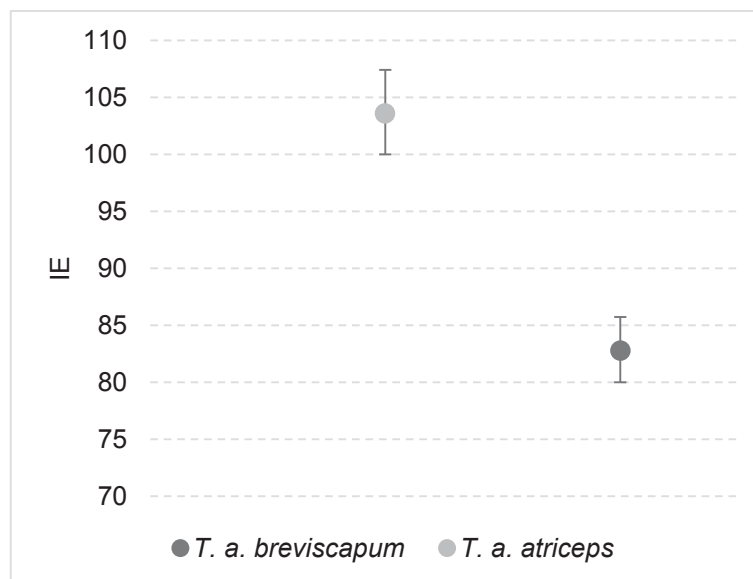


Gráfico bivariado do comprimento da cabeça (CC) e do comprimento do escapo (CE) em operárias de *Tapinoma atriceps atriceps* (n=19; quadros) e *Tapinoma atriceps breviscapum* (n=5; círculos). Quadro vazio corresponde ao lectotipo de *T. a. atriceps*; círculo vazio corresponde ao lectotipo de *T. a. breviscapum*. FONTE: O autor.

A variação observada no índice do escapo provavelmente ocorre no nível de populações e colônias, sendo que encontramos poucas diferenças nesse caráter entre operárias de *T. a. atriceps* e *T. a. breviscapum* aferidas do mesmo ninho (FIGURA 24). Os caracteres fornecidos por Forel (1908) na descrição das operárias de *T. a. breviscapum* junto com o IE são úteis para reconhecer esta subespécie e separar de *T. a. atriceps*. Por outra parte, a coloração do mesossoma em *T. atriceps* é muito variável e em consequência pouco confiável para separar as subespécies.

FIGURA 24 – VARIAÇÃO INTRACOLONIAL DO ÍNDICE DO ESCAPO



Índice do escapo (IE) nas subespécies *Tapinoma atriceps atriceps* (n=10) e *Tapinoma atriceps breviscapum* (n=10). FONTE: O autor.

Em rainhas associadas com cada uma das subespécies também foram encontradas diferenças claras e úteis na separação (FIGURA 25). O IE variou entre 72-66 em *T. a. breviscapum* e entre 81-83 em *T. a. atriceps*. As diferenças na forma da cabeça também foram mais evidentes. As rainhas de *T. a. breviscapum* apresentam uma cabeça mais alongada e o escapo não ultrapassa a margem posterior da cabeça a qual é reta (FIGURA 16A). Em *T. a. atriceps*, a cabeça da rainha é menos longa, com margens lateral e posterior mais convexas e escapo superando a margem posterior da cabeça (FIGURA 9A). Não foram encontrados machos nem rainhas de *T. a. breviscapum* com asas, e assim não puderam ser feitas comparações entre as asas das subespécies, nem das genitálias dos machos. Seifert (2017) utilizou o método de Taxonomia alfa numérica baseada em morfologia (NUMOBAT) para separar espécies dentro do complexo *T. nigerrimum*, conseguindo separar quatro espécies. Essa análise pode ser utilizada na delimitação das espécies neotropicais de *Tapinoma* como *T. atriceps* e suas subespécies, porém é necessário um maior número de caracteres morfométricos do que os utilizados neste trabalho, assim como uma magnificação superior e instrumentos de medição de alta precisão. Embora não tenha sido utilizado o IE nesse trabalho, a LC foi útil para separar o complexo *T.*

*nigerrimum* de outras espécies. LC mostrou variação nas rainhas de *T. atriceps* examinadas sendo maior em *T. a. atriceps*.

FIGURA 25 – GRÁFICO BIVARIADO DO COMPRIMENTO DA CABEÇA E DO ESCAPO EM RAINHAS

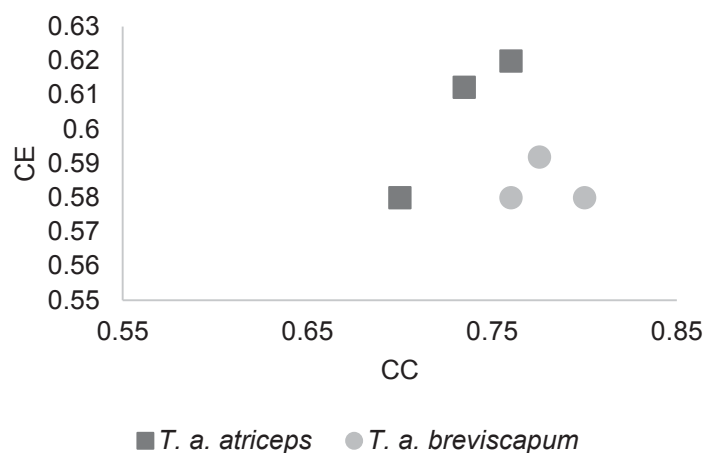


Gráfico bivariado do comprimento da cabeça (CC) e do escapo (CE) em rainhas de *Tapinoma atriceps*. FONTE: O autor.

As imagens geradas com MEV também permitiram identificar com maior detalhe algumas diferenças entre as operárias das duas subespécies. Em *T. a. atriceps* a pilosidade é pressa e menos abundante particularmente na cabeça, enquanto que em *T. a. breviscapum*, a pilosidade está composta por pequenos pelos curtos e decumbentes, mais abundantes e distribuídos de maneira mais uniforme sobre o tegumento. Esse mesmo padrão de pubescência pode ser observado nas cabeças das rainhas. A utilização da técnica de MEV em baixo vácuo pode ser uma ferramenta complementar para o estudo de estruturas morfológicas em outras espécies do gênero *Tapinoma*.

As sequências de nucleotídeos obtidas para *T. atriceps* no presente trabalho são os primeiros dados genéticos gerados para essa formiga e constituem um recurso importante no estudo da variação genética da espécie e um avanço para o estudo das relações filogenéticas no gênero *Tapinoma* a partir de dados moleculares. Há várias décadas o COI tem sido utilizado em estudos de variação genética intraespecífica (AVISE et al., 1987). Em *T. atriceps* obtivemos uma alta variação em COI (8%), em comparação, por exemplo, com os resultados de Seifert (2017), onde a maior distância média dentro das

espécies de *Tapinoma* examinadas foi de 1.3% em *T. ibericum*. Os marcadores EPIC foram propostos como ferramentas para estudos em filogeografia (STRÖHER et al., 2013) e embora tenha apresentado uma menor variação do que o COI, esta variação foi suficiente para recuperar as mesmas relações obtidas no marcador mitocondrial. Os marcadores WG e LWR são comumente utilizados no estudo de relações filogenéticas mais profundas (e.g., relações entre gêneros e espécies; WILD, 2009), porque podem não apresentar variação suficiente para estudos intraespecíficos (CARDOSO et al., 2015; CRISTIANO et al., 2016). Em nosso trabalho esses marcadores apresentaram a menor variação genética e mesmo assim o polimorfismo encontrado foi congruente com os outros marcadores.

Apesar que o objetivo desse trabalho não era estabelecer relações filogenéticas com as outras espécies do gênero *Tapinoma*, a árvore de relacionamento permitiu inferir que *T. atriceps* não é uma raça geográfica, nem uma espécie próxima de *T. melanocephalum* como acreditava Emery (1888). Ao invés disso, *T. opacum*, uma formiga que ocorre no caribe insular, foi a espécie mais próxima a *T. atriceps* em nossa análise.

A proximidade genética entre as amostras de Porto Alegre, Florianópolis, Antonina 1 e Paranaguá sugere um fluxo gênico ao longo das populações que ocorrem na Serra do Mar entre Paraná e Rio Grande Sul, conexão que talvez continue em São Paulo e Rio de Janeiro. No entanto, dentro da Serra do Mar podem ocorrer outros haplótipos como o evidenciam os haplótipos identificados nas amostras de Guaraqueçaba e Antonina 2. Inesperadamente, este grupo de haplótipos não foi o mais próximo ao grupo maior que ocorre na Serra do Mar, e sim Serra do Cipó 2 e Misiones.

Por último, os indivíduos identificados como *T. a. breviscapum* (Serra do Cipó 1) aparecem geneticamente distantes das amostras de *T. a. atriceps*, inclusive aquelas que ocorrem na mesma localidade (Serra do Cipó 1). Esta diferenciação genética junto com as diferenças morfológicas encontradas em operárias e rainhas das duas subespécies sugerem que existe um isolamento reprodutivo entre as subespécies. Propomos que essas taxa sejam reconhecidos como espécies separadas, sendo a subespécie *T. a. breviscapum* elevada à

categoria espécie e a subespécie *T. a. atriceps* permanecendo como *T. atriceps*, com base na seguinte combinação de caracteres diagnósticos das operárias:

*Tapinoma atriceps* Emery, 1888

Corpo com padrão bicolorido, cápsula cefálica e gáster marrom, antenas, mesossoma, pernas e pecíolo amarelo pálido ou branco, mesossoma com mancha marrom na mesopleura, ou em mesopleura e porções laterais do propódeo e metapleura; cápsula cefálica oval, margens laterais e posterior convexas; escapo relativamente longo,  $IE \geq 90$ ; face antero-dorsal do propódeo curta, aproximadamente  $1/3$  do comprimento do declive propodeal.

*Tapinoma breviscapum* Forel, 1908 **stat. nov.**

Corpo com padrão bicolorido, cápsula cefálica e gáster marrom, antenas, pernas e pecíolo amarelo pálido ou branco; mesossoma com coloração variável, desde amarelo com macha marrom presente em mesopleura e porções laterais do pronoto, até mesossoma marrom em quase sua totalidade, com exceção da região dorsal; cápsula cefálica semi-oval, margens laterais quase retas e margem posterior ligeiramente convexa, reta ou ligeiramente côncava; escapo relativamente curto,  $IE \geq 85$ ; face antero-dorsal do propódeo aproximadamente  $1/2$  do comprimento do declive propodeal.

## 5 CONCLUSÕES

*Tapinoma atriceps* é uma formiga arborícola, nativa da América do Sul, que ocorre na Mata Atlântica do Sul do Brasil, na Argentina e Paraguai. A subespécie *T. a. atriceps* tem uma maior faixa de distribuição do que *T. a. breviscapum*, que é conhecida somente em São Paulo e Minas Gerais em simpatria com a primeira.

A principal variação morfológica em *T. atriceps* está entre as duas subespécies, *T. a. atriceps* e *T. a. breviscapum*, as quais podem ser separadas pela forma da cápsula cefálica e o tamanho relativo do escapo antenal. *T. a. atriceps* é pouco variável ao longo da sua distribuição enquanto que em *T. a. breviscapum* o padrão de coloração pode variar.

A variação genética encontrada em *T. atriceps* foi relativamente alta. Todos os marcadores utilizados foram congruentes mostrando similares padrões de variação entre as amostras. Dentro de *T. a. atriceps* encontramos também variação genética mas não sempre em concordância com a distribuição geográfica. Uma maior amostragem em escala mais local, permitiria entender melhor as dinâmicas históricas das populações desta espécie e fazer inferências relacionadas com seu habitat.

As evidências morfológicas e moleculares apresentadas neste trabalho permitem concluir que as subespécies *T. a. atriceps* e *T. a. breviscapum* são na realidade duas espécies distintas, a primeira permanecendo como *Tapinoma atriceps* e a segunda sendo elevada de categoria e recebendo o nome de *Tapinoma breviscapum*.

## REFERÊNCIAS

- ABOUHEIF, E.; WRAY, G.A. (2002). **Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants**. *Science*, 297, p. 249–252. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1071468>
- ALEXANDER, L.V.; ZHANG, X.; PETERSON, T.C.; CAESAR, J.; GLEASON, B.; KLEIN TANK, A.M.G.; HAYLOCK, M.; COLLINS, D.; TREWIN, B.; RAHIMZADEH, F.; TAGIPOUR, A.; RUPA KUMAR, K.; REVADEKAR, J.; GRIFFITHS, G.; VINCENT, L.; STEPHENSON, D.B.; BURN, J.; AGUILAR, E.; BRUNET, M.; TAYLOR, M.; NEW, M.; ZHAI, P.; RUSTICUCCI, M.; VAZQUEZ-AGUIRRE, J.L. (2006). **Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation**. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 111(D5), p. 2156-2202, doi:10.1029/2005JD006290.
- ALONSO, L. E. (2010). Ant Conservation: Current Status and a Call to Action. In: LACH, L., PARR, C. & ABBOT, K.L. (Ed.). **Ant Ecology**. Oxford University Press, p. 59-69.
- AVISE, J. C.; ARNOLD, J.; BALL, R. M.; BERMINGHAM, E.; LAMB, T.; NEIGEL, J. E.; SAUNDERS, N. C. (1987). **Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics**. *Annual review of ecology and systematics*, p. 489-522.
- BOLTON, B. (2016). **An online catalog of the ants of the world**. Disponível em: <<http://www.antcat.org/catalog/429122?qq=Tapinoma>>. Acesso em: 25 Jul. 2016.
- BOUDINOT, B.E.; SUMNICHT, T.P.; ADAMS, R.M. (2013). **Central American ants of the genus *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera: Formicidae): six new species and keys to workers and males**. *Zootaxa*, 3732 (1), p. 1-82. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3732.1.1>
- BUCZKOWSKI, G.; BENNETT, G. W. (2006). **Dispersed central-place foraging in the polydomous odorous house ant, *Tapinoma sessile* as revealed by a protein marker**. *Insectes Sociaux*, 53(3), p. 282-290.
- BUSTOS, X.; CHERIX, D. (1998). **Contribution to the biology of *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius)(Hymenoptera: Formicidae)**. *Actes des Colloques Insectes Sociaux*, p. 95-101.
- CARDOSO, D.C.; CRISTIANO, M.P.; TAVARES, M.G.; SCHUBART, C.D.; HEINZE, J. (2015). **Phylogeography of the sand dune ant *Mycetophylax***



***simplex* along the Brazilian Atlantic Forest coast: remarkably low mtDNA diversity and shallow population structure.** BMC evolutionary biology, 15(1), 106.

CARPENTER, G.; GILLISON, A. N.; WINTER, J. (1993). **DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals.** Biodiversity and conservation, 2(6), p. 667-680.

CLEMENT, M.; SNELL, Q.; WALKER, P.; POSADA, D.; CRANDALL, K. (2002). **TCS: Estimating gene genealogies.** Parallel and Distributed Processing Symposium, International Proceedings, 2, p. 184.

CRISTIANO, M.P.; CARDOSO, D.; FERNANDES-SALOMÃO, T.M.; HEINZE, J. (2016). **Integrating Paleodistribution Models and Phylogeography in the Grass-Cutting Ant *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae) in Southern Lowlands of South America.** PLOS ONE 11(1): e0146734. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146734>

DAVIDSON, D. W.; FISHER, B. L. (1991). Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of light regime. In: HUXLEY C.R.; CUTLER D.F (Ed.). **Ant-Plant Interactions.** Oxford University Press, p. 289

DEMÉTRIO, M. F.; SILVESTRE, R.; SOUZA, P. R. D.; AOKI, C. (2017). **Checklist of ants (Hymenoptera, Formicidae) from Mato Grosso do Sul, Brazil.** Iheringia. Série Zoologia, 107.

DINERSTEIN, E.; OLSON, D.; JOSHI, A.; VYNNE, C.; BURGESS, N. D.; WIKRAMANAYAKE, E.; HAHN, N.; PALMINTERI, S.; HEDAO, P.; NOSS, R.; HANSEN, M.; LOCKE, H.; ELLIS, E. C.; JONES, B.; BARBER, C. V.; HAYES, R.; KORMOS, C.; MARTIN, V.; CRIST, E.; SECHREST, W.; PRICE, L.; BAILLIE, J. E. M.; WEEDEN, D.; SUCKLING, K.; DAVIS, C.; SIZER, N.; MOORE, R.; THAU, D.; BIRCH, T.; POTAPOV, P.; TURUBANOVA, S.; TYUKAVINA, A.; DE SOUZA, N.; PINTEA, L.; BRITO, J. C.; LLEWELLYN, O. A.; MILLER, A. G.; PATZELT, A.; GHAZANFAR, S. A.; TIMBERLAKE, J.; KLÖSER, H.; SHENNAN-FARPÓN, Y.; KINDT, R.; BARNEKOW LILLESØ, J.; BREUGEL, P.; GRAUDAL, L.; VOGEL, M.; AL-SHAMMARI, K. F.; SALEEM, M. (2017). **An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm,** BioScience, 67(6), p. 534-545, <https://doi.org/10.1093/biosci/bix014>

EDGAR, R. C. (2004). **MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput.** Nucleic acids research, 32(5), p. 1792-1797.

EIDMANN, H. (1936). **Ökologisch-faunistische Studien an südbrasilianischen Ameisen**. Arbeiten über Physiologische und Angewandte Entomologie aus Berlin-Dahlem, 3, p. 26-48.

EMERY, C. (1888). **Formiche della provincia di Rio Grande do Sùl nel Brasile, raccolte dal dott. Hermann von Ihering**. Bullettino della Società Entomologica Italiana, 19, p. 352-366.

FARNEDA, F. Z.; LUTINSKI, J. A.; GARCIA, F. R. M. (2007). **Comunidade de Formigas (Hymenoptera: Formicidae) na área urbana do município de Pinalzinho, Santa Catarina, Brasil**. Revista de Ciências Ambientais, 1(2), p. 53-66.

FOLMER, O.; BLACK, M.; HOEH, W.; LUTZ, R.; VRIJENHOEK R. (1994) **DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates**. Molecular Marine Biology and Biotechnology, 3, p. 294–299.

FOREL, A. (1904). **Miscellanea myrmécologiques**. Revue Suisse de Zoologie, 12, p. 1-52.

FOREL, A. (1908). **Ameisen aus Sao Paulo (Brasilien), Paraguay etc. gesammelt von Prof. Herm. v. Ihering, Dr. Lutz, Dr. Fiebrig, etc.** Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 58, p. 340-418.

GADELHA, Y. E. A.; DÁTTILO, W.; EVANGELISTA, O.; LOPES, B. C. (2016). **Structure of mutualistic ant–treehopper interactions in the Brazilian Atlantic Forest**. Journal of Tropical Ecology, 32(03), p. 250-259.

HANISCH, P. E.; CALCATERRA, L. A.; LEPONCE, M.; ACHURY, R.; SUAREZ, A. V.; SILVA, R. R.; PARIS, C. (2015). **Check list of ground-dwelling ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) of the Iguazú National Park with a comparison at regional scale**. Sociobiology, 62(2), p. 213-227.

HEBERT, P. D.; RATNASINGHAM, S.; de WAARD, J. R. (2003). **Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species**. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 270(Suppl 1), S96-S99.

HIJMANS, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L.; JONES P.G.; JARVIS, A. (2005). **Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas**. International Journal of Climatology 25, p. 1965-1978.

HIJMANS, R. J.; GUARINO, L.; BUSSINK, C.; MATHUR, P.; CRUZ, M.; BARRENTES, I.; ROJAS, E. (2012). DIVA-GIS, versão 7.5. **A geographic information system for the analysis of species distribution data**. Manual available at: <http://www.diva-gis.org>.

JAFFÉ K. (2004). **El mundo de las hormigas**. Equinoccio, Ediciones de la Universidad Simón Bolívar, p. 79-84.

JANICKI, J.; NARULA, N.; ZIEGLER, M.; GUÉNARD, B.; ECONOMO, E.P. (2016) **Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: The design and implementation of antmaps.org**. Ecological Informatics 32, p. 185-193.

KLOTZ J.H.; MANGOLD J.R.; VAIL K.M.; DAVIS L.R. Jr.; PATTERSON R.S. (1995). **A Survey of the Urban Pest Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Peninsular Florida**. The Florida Entomologist, 78(1), p. 109-118.

LANFEAR, R.; CALCOTT, B.; HO, S. Y. W.; GUINDON, S. (2012). **Partition-Finder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses**, versão 2.1. Molecular Biology and Evolution 29, p. 1695-1701.

LEIGH, J. W.; BRYANT D. (2015). **PopART: Full-feature software for haplotype network construction**, versão 1.7. Methods in Ecology and Evolution 6(9), p. 1110-1116.

LIBRADO, P.; ROZAS, J. (2009). **DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data**. Bioinformatics, 25(11), p. 1451-1452.

LOZOVEI, A. L. (2001). **Microhabitats de mosquitos (Diptera, Culicidae) em internódios de taquara na Mata Atlântica, Paraná, Brasil**. Iheringia, Série Zoologia, 90, p. 3-13.

LUTINSKI, J. A.; GARCIA, F. R. M.; LUTINSKI, C. J.; IOP, S. (2008). **Diversidade de formigas na Floresta Nacional de Chapecó, Santa Catarina, Brasil**. Ciência rural, 38(7), p. 1810-1816.

LUTINSKI, J. A.; LUTINSKI, C. J.; IOP, S.; GARCIA, F. R. (2013). **Evaluation of an ant sampling protocol (Hymenoptera: Formicidae) in three modified environments located inside an austral Atlantic Forest area of Brazil.** *Ecología Austral*, 23, p. 37- 43.

MARENGO, J.A.; JONES, R.; ALVES, L.M.; VALVERDE, M.C. (2009). **Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system.** *International Journal of Climatology*, 29, p. 2241-2255. doi:10.1002/joc.1863

NIX, H. A.; BUSBY, J. (1986). **BIOCLIM, a bioclimatic analysis and prediction system.** Annual report CSIRO. CSIRO Division of Water and Land Resources, Canberra.

PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. (2006). **Maximum entropy modeling of species geographic distributions.** *Ecological modelling*, 190(3), p. 231-259.

PHILLIPS, S. J. (2009). **A Brief Tutorial on Maxent. Network of Conservation Educators and Practitioners, Center for Biodiversity and Conservation.** American Museum of Natural History. *Lessons in Conservation*, Vol. 3, p. 108-135.

QGIS DEVELOPMENT TEAM (2017). **QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project**, versão 2.16  
<http://qgis.osgeo.org>

RACH, J.; DESALLE, R.; SARKAR, I.N.; SCHIERWATER, B.; HADRY, H. (2008). **Character-based DNA barcoding allows discrimination of genera, species and populations in Odonata.** *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275, p. 237–247

RASBAND, W.S. (1997-2012). **ImageJ, U.S.** National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, [imagej.nih.gov/ij/](http://imagej.nih.gov/ij/).

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. (2009). **The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation.** *Biological conservation*, 142(6), p. 1141-1153.

RODOVALHO, C. M.; SANTOS, A. L.; MARCOLINO M. T.; BONETTI A. M.; BRANDEBURGO M. A. (2007). **Urban ants and transportation of nosocomial bacteria**. Neotropical Entomology, 36(3), p. 454-458.

RODRÍGUEZ, P. L. C.; FLÓREZ, C. V. M.; RUSSO, A.; DOMÍNGUEZ, H. Y.; VALENCIA, J. A.; ARBOLEDA, V. J. W.; VALLE-MOLINARES, R. H. (2016). The ghost ant *Tapinoma melanocephalum* (Formicidae) as mechanical vector of clinically important bacteria. Pharmacologyonline, 1, p. 185-191.

SCHMID, V. S.; SCHMID, S.; STEINER, J.; ZILLIKENS, A. (2010). **High diversity of ants foraging on extrafloral nectar of bromeliads in the Atlantic rainforest of southern Brazil**. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 45(1), p. 39-53.

SEIFERT, B.; D'EUSTACCHIO, D.; KAUFMANN, B.; CENTORAME, M.; MODICA, M. (2017). **Four species within the supercolonial ants of the *Tapinoma nigerrimum* complex revealed by integrative taxonomy (Hymenoptera: Formicidae)**. Myrmecological News, 24, p. 123-144.

SILVA, N. C.; PAIVA, M. M.; PESQUERO, M. A.; CARNEIRO, L. C. (2014). **Assessment of ants as bacterial vector in houses**. African Journal of Microbiology Research, 8(13), p. 1413-1418.

SMITH, M. R. (1928). **The biology of *Tapinoma sessile* Say, an important house-infesting ant**. Annals of the Entomological Society of America, 21(2), P. 307-330.

STADEN, R. (1996). **The Staden sequence analysis package**. Molecular Biotechnology 5, p. 233-241.

STOCKWELL, D.R.B.; D. PETERS. (1999). **The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction**. International Journal of Geographic Information Science 13, p. 143-158

STRÖHER, P. R.; LI, C.; PIE, M. R. (2013). **Exon-primed intron-crossing (EPIC) markers as a tool for ant phylogeography**. Revista Brasileira de Entomologia, 57(4), p. 427-430.

TAMURA K.; NEI M. (1993). **Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees**. *Molecular Biology and Evolution* 10, p. 512-526.

TAMURA, K.; STECHER, G.; PETERSON, D.; FILIPSKI, A.; KUMAR, S. (2013). **MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0**. *Molecular biology and evolution*, 30(12), p. 2725-2729.

THE INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. (1999). **International Code of Zoological Nomenclature**. 4a edição. International Trust for zoological Nomenclature, London, p. 52.

TORRES-CONTRERAS, H. (2001). **Biological background of ants found in Chile published in national and foreign scientific journals during the XX century**. *Revista chilena de historia natural*, 74(3), p. 653-668.

TOWNSEND-PETERSON, A.; SOBERÓN, J.; PEARSON, R. G.; ANDRESON, R. P.; MARTÍNEZ-MEYER, E.; NAKAMURA, M.; BASTOS ARAUJO, M. (2011) **Ecological niches and geographic distributions**. Princeton University Press, 2011, p. 2-4.

VALADARES, K.; BEIRÃO, L.; DOS SANTOS, F.; BATISTA, G.; RIUL, P.; ROSUMÉK, F.; OLIVEIRA-SANTOS, L.G. (2014). **Regras de montagem em uma comunidade de formigas ao longo do estrato vertical de uma floresta na Mata Atlântica**. *Ecologia de campo: abordagens no mar, na terra e em águas continentais*, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, p. 91-106.

WARD, P.S.; DOWNIE, D.A. (2005). **The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): phylogeny and evolution of big-eyed arboreal ants**. *Systematic Entomology*, 30, p. 310–335. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3113.2004.00281.x>

WETTERER, J. K. (2008). **Worldwide spread of the longhorn crazy ant, *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera: Formicidae)**. *Myrmecological News*, 11, p. 137-149.

WETTERER, J.K. (2009). **Worldwide spread of the ghost ant, *Tapinoma melanocephalum* (Hymenoptera: Formicidae)**. *Myrmecological News*, 12, p. 23–33.



WETTERER, J. K., WILD, A. L., SUAREZ, A. V., ROURA-PASCUAL, N., & ESPADALER, X. (2009). **Worldwide spread of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae)**. Myrmecological News, 12, p. 187-194.

WETTERER, J. K. (2010). **Worldwide spread of the pharaoh ant, *Monomorium pharaonis* (Hymenoptera: Formicidae)**. Myrmecological News, 13, p. 115-129.

WETTERER, J. K.; GUERRERO, R. J. (2017). **Geographic distribution of *Tapinoma litorale* (Hymenoptera: Formicidae)**. Florida Entomologist, 100(1), p. 145-148.

WHEELER, W. M. (1905). **The ants of the Bahamas, with a list of the known West Indian species**. Bulletin of the American Museum of Natural History, 21, p. 79-135.

WHEELER, W. M. (1934). **Neotropical ants collected by Dr. Elisabeth Skwarra and others**. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 77, p. 157-240.

WILD A. (2004). **Taxonomy and Distribution of the Argentine Ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera:Formicidae)**. Entomological Society of America 97(6), p. 1204-1215

WILD, A.L. (2007). **A catalogue of the ants of Paraguay (Hymenoptera: Formicidae)**. Zootaxa, 1622, p. 1-55.

WILD, A.L. 2009. **Evolution of the Neotropical ant genus *Linepithema***. Systematic Entomology, 34(1), p. 49-62

WILSON, E.O.; BROWN, W. L. (1953). **The subspecies concept and its taxonomic appodication**. Systematic Zoology, 2(3), p. 97-111.

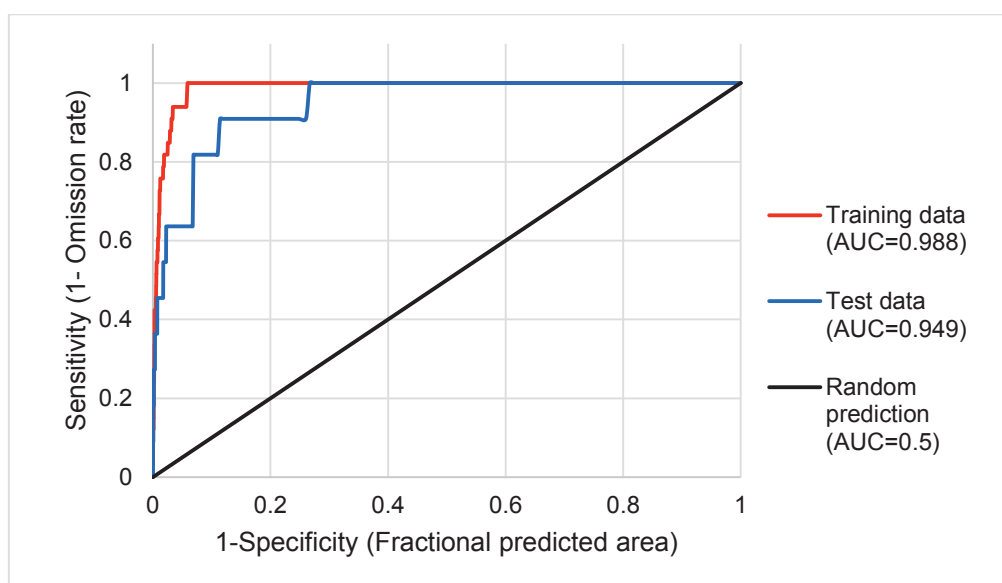
YOSHIMURA, M.; FISHER, B.L. (2011). **A revision of male ants of the Malagasy region (Hymenoptera: Formicidae): Key to genera of the subfamily Dolichoderinae**. Zootaxa, 2794, p. 1-34.

APÊNDICE 1 – REGISTROS DE *TAPINOMA ATRICEPS*

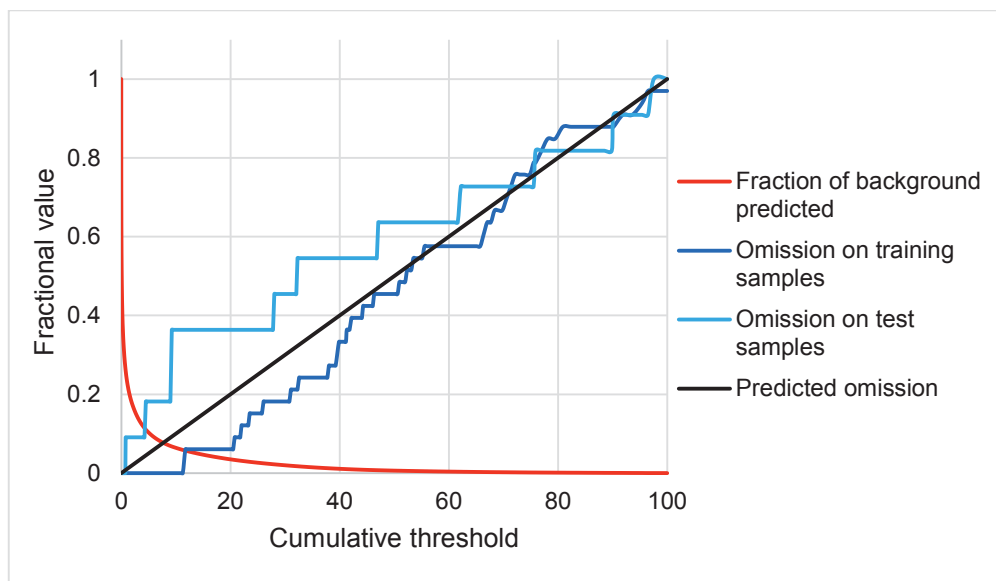
Pais	Estado	Localidade	Longitude	Latitude	Fonte
Argentina	Misiones	40,66 Km N Campinas de América	-53.93585	-25.9192167	Este trabalho
Argentina	Misiones	Parque Nacional Iguazú	-54.4541917	-25.68015	HANISCH et al., 2015
Argentina	Misiones	Parque Provincial Teyú Cuaré	-55.59367	-27.28465	Este trabalho
Brasil	MS	Dourados	-54.9188889	-22.2133333	DEMÉTRIO et al., 2017
Brasil	MG	Lavras	-44.984945	-21.227765	Este trabalho
Brasil	MG	Parque Nacional do Caparaó	-41.851389	-20.41925	Este trabalho
Brasil	MG	Serra Caraça	-43.491719	-20.098825	Este trabalho
Brasil	MG	Serra do Cipó	-43.5166667	-19.2543889	Este trabalho
Brasil	MG	Viçosa	-42.868396	-20.754718	Este trabalho
Brasil	PR	Antonina	-48.6598675	-25.2965614	Este trabalho
Brasil	PR	Guaraqueçaba	-48.297963	-25.1636379	Este trabalho
Brasil	PR	Paranaguá	-48.541589	-25.583629	Este trabalho
Brasil	PR	Pq. Marumby, Km. 34, Estr. Graciosa	-50.7833	-27.7167	Este trabalho
Brasil	PR	Quatro Barras	-48.9097222	-25.3319444	LOZOVEI, 2001
Brasil	RJ	Alto da Boa Vista	-43.300196	-22.953368	Este trabalho
Brasil	RJ	Marambaia	-42.934124	-22.80461	Este trabalho
Brasil	RJ	Meneses	-43.730249	-22.513855	EIDMANN, 1936
Brasil	RJ	Teresópolis	-42.988187	-22.452889	Este trabalho
Brasil	RS	Porto Alegre	-51.101292	-30.180392	Este trabalho
Brasil	SC	Blumenau	-49.0937	-26.9156	Este trabalho
Brasil	SC	Brusque, RPPN Chácara Edith	-48.893013	-27.094874	GADELHA et al., 2016
Brasil	SC	Floresta Nacional do Chapecó	-52.7777778	-27.0972222	LUTINSKI et al., 2008
Brasil	SC	Florianópolis	-48.5138889	-27.5305556	SCHMID et al., 2010
Brasil	SC	Florianópolis	-48.5077778	-27.5072222	SCHMID et al., 2010
Brasil	SC	Florianópolis	-48.510364	-27.729991	VALADARES et al., 2014

Brasil	SC	Naufragados	-48.561569	-27.823412	Este trabalho
Brasil	SC	Nova Teutonia	-52.41621	-27.161181	Este trabalho
Brasil	SC	Palhoça	-48.798418	-27.741	Este trabalho
Brasil	SC	Pinhalzinho	-52.95	-26.8	FARNEDA et al., 2007
Brasil	SC	Praia Mole	-48.4326965	-27.5987863	Este trabalho
Brasil	SC	Santo Amaro da Imperatriz	-48.837955	-27.922596	Este trabalho
Brasil	SC	Seara	-52.300332	-27.155543	Este trabalho
Brasil	SP	8Km SW Jundiaí	-46.9333	-23.2333	Este trabalho
Brasil	SP	Barueri	-46.875213	-23.497081	Este trabalho
Brasil	SP	Cubatão	-46.3654	-23.8324	FOREL, 1908
Brasil	SP	Ilha da Vitoria	-45.016309	-23.750247	Este trabalho
Brasil	SP	Ilha de São Sebastião	-45.35033	-23.822883	Este trabalho
Brasil	SP	Ilha do Cardoso	-47.947648	-25.124941	Este trabalho
Brasil	SP	Iha dos Buzios	-45.146416	-23.803421	Este trabalho
Brasil	SP	Ipiranga	-46.609679	-23.586292	Este trabalho
Brasil	SP	Jundiaí, Serra do Japí	-46.957239	-23.207703	Este trabalho
Brasil	SP	Salesópolis, Est. Biol. Boracéia	-45.865975	-23.633421	Este trabalho
Brasil	SP	Ubatuba	-44.787028	-23.299	Este trabalho
Paraguai	Canindeyú	Res. Nat. Bosque Mbaracayú	-55.467	-24.1	WILD, 2007

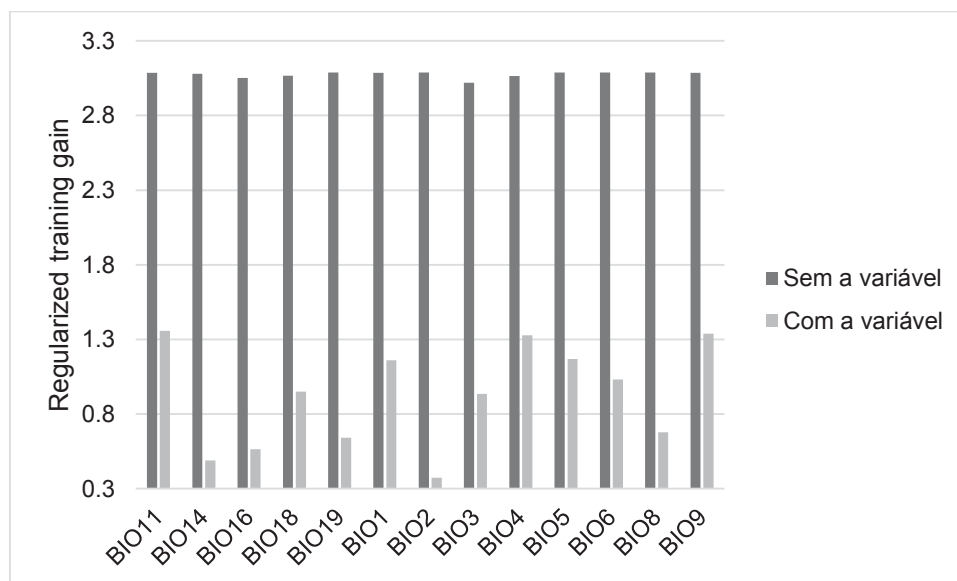
## APÊNDICE 2 – CURVAS ROC E AUC

Curvas ROC da modelagem de nicho de *Tapinoma atriceps*

## APÊNDICE 3 – CURVAS DE OMISSÃO

Curvas de omissão da modelagem de nicho de *Tapinoma atriceps*

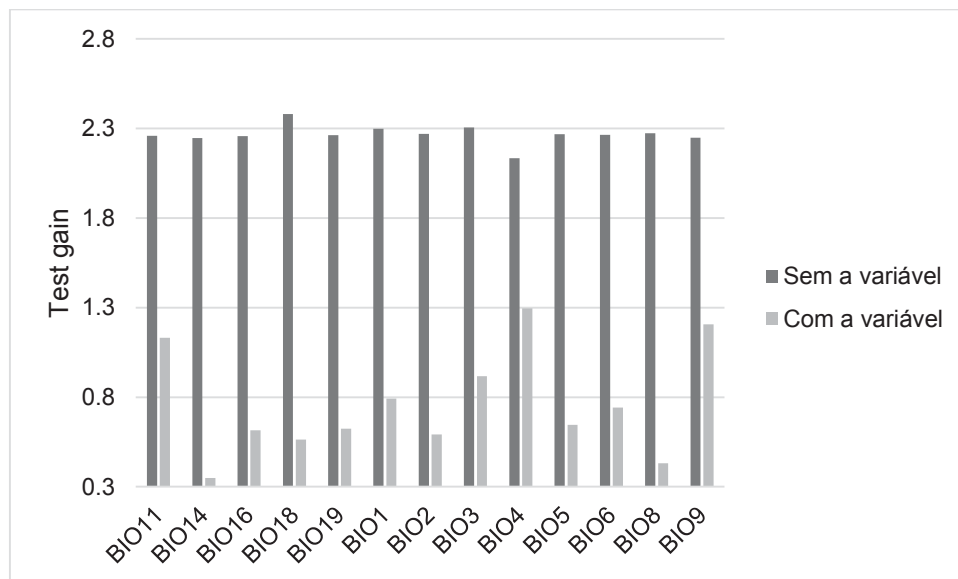
#### APÊNDICE 4 – JACKKNIFE DO GANHO REGULARIZADO COM OS DADOS DE TREINAMENTO



Jackknife do ganho regularizado com os dados de treinamento da modelagem de nicho de *Tapinoma atriceps*

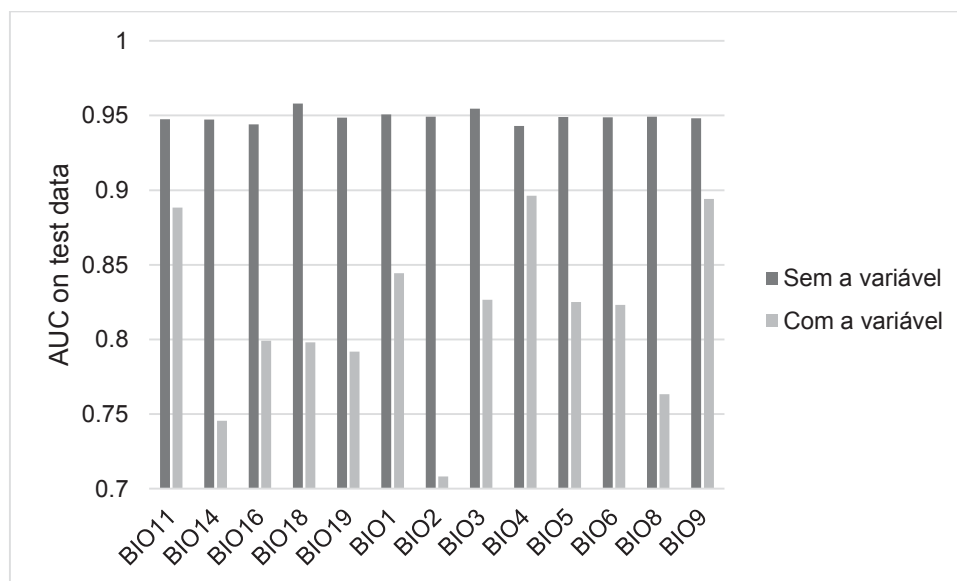


## APÊNDICE 5 – JACKKNIFE DO GANHO REGULARIZADO COM OS DADOS DE AVALIAÇÃO



Jackknife do ganho regularizado com os dados de avaliação da modelagem de nicho de *Tapinoma atriceps*

APÊNDICE 6 – JACKKNIFE DO AUC DA MODELAGEM DE NICHOS DE  
*TAPINOMA ATRICEPS*



Jackknife do AUC da modelagem de nicho de *Tapinoma atriceps*

APÊNDICE 7 – ÁRVORE DE MELASTOMATACEAE COM NINHO DE  
*TAPINOMA ATRICEPS*



Planta da família Melastomataceae com ninho de *Tapinoma atriceps* coletado em Antonina, Paraná.

APÊNDICE 8 – OPERÁRIAS DE *CAMPONOTUS* SP

*Camponotus* sp. coletadas em ninho de *Tapinoma atriceps* na Serra do Cipó, Minas Gerais.  
Operária maior (A, B), e operária menor (C, D).

APÊNDICE 9 – COMPOSIÇÃO DE NUCLEOTÍDEOS DOS MARCADORES  
MOLECULARES

Marcador	T	C	A	G
COI	40.5	16.2	30.5	12.8
LWR	30.0	24.9	21.4	23.7
WG	16.0	32.1	21.9	30.1
EPIC1281	32.9	17.3	34.8	15.0

Composição porcentual de nucleotídeos dos marcadores moleculares.

## APÊNDICE 10 – DISTÂNCIA PAREADA PARA O MARCADOR COI

	COI	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	Antonina 1		0	0.001	0.002	0.01	0.013	0.013	0.014	0.015	0.021	0.023	0.021	0.018	0.024
2	Florianópolis	0		0.001	0.002	0.01	0.013	0.013	0.014	0.015	0.021	0.023	0.021	0.018	0.024
3	Paranaguá	0.002	0.002		0.002	0.01	0.013	0.013	0.014	0.015	0.021	0.024	0.021	0.018	0.024
4	Porto Alegre	0.002	0.002	0.003		0.01	0.013	0.013	0.014	0.014	0.021	0.024	0.021	0.017	0.024
5	Serra do cipó 2	0.059	0.059	0.059	0.06		0.012	0.013	0.014	0.014	0.022	0.02	0.023	0.018	0.023
6	Misiones	0.088	0.088	0.09	0.086	0.084		0.015	0.014	0.013	0.024	0.022	0.024	0.017	0.023
7	Antonina 2	0.101	0.101	0.098	0.103	0.097	0.112		0.009	0.014	0.02	0.021	0.023	0.017	0.022
8	Guaraqueçaba	0.107	0.107	0.109	0.109	0.111	0.11	0.042		0.015	0.022	0.022	0.021	0.018	0.023
9	Serra do cipo 1	0.112	0.112	0.114	0.11	0.103	0.101	0.104	0.117		0.023	0.02	0.022	0.017	0.02
10	<i>T. r inrectum</i>	0.204	0.204	0.201	0.204	0.213	0.224	0.202	0.208	0.223		0.026	0.023	0.025	0.026
11	<i>T. opacum</i>	0.208	0.208	0.211	0.211	0.169	0.203	0.194	0.188	0.177	0.242		0.026	0.02	0.027
12	<i>T. melanocephalum</i>	0.206	0.206	0.206	0.203	0.209	0.227	0.221	0.2	0.204	0.227	0.236		0.023	0.024
13	<i>T. nigerrimum</i>	0.151	0.151	0.153	0.148	0.151	0.156	0.144	0.153	0.151	0.243	0.193	0.204		0.021
14	<i>T. subtile</i>	0.235	0.235	0.238	0.235	0.215	0.213	0.206	0.218	0.197	0.247	0.275	0.251	0.2	

Diferenças por sitio entre as amostras e grupos externos para o marcador COI. Desvio padrão estimado em vermelho e foram obtidos por procedimento *bootstrap* (1000 repetições)



## APÊNDICE 11 – DISTÂNCIA PAREADA PARA O MARCADOR WG

	WG	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	Antonina 1		0	0	0	0.002	0.005	0.006	0.006	0.009	0.011	0.016	0.013	0.017
2	Florianópolis	0		0	0	0.002	0.005	0.006	0.006	0.009	0.011	0.016	0.013	0.017
3	Paranaguá	0	0		0	0.002	0.005	0.006	0.006	0.009	0.011	0.016	0.013	0.017
4	Porto Alegre	0	0	0		0.002	0.005	0.006	0.006	0.009	0.011	0.016	0.013	0.017
5	Serra do cipó 2	0.002	0.002	0.002	0.002		0.004	0.005	0.005	0.008	0.011	0.015	0.013	0.017
6	Misiones	0.01	0.01	0.01	0.01	0.007		0.007	0.007	0.009	0.011	0.016	0.014	0.019
7	Antonina 2	0.015	0.015	0.015	0.015	0.012	0.02		0	0.006	0.009	0.013	0.011	0.016
8	Guaraqueçaba	0.015	0.015	0.015	0.015	0.012	0.02	0		0.006	0.009	0.013	0.011	0.016
9	Serra do cipo 1	0.03	0.03	0.03	0.03	0.027	0.035	0.014	0.014		0.009	0.014	0.012	0.015
10	<i>T. opacum</i>	0.048	0.048	0.048	0.048	0.045	0.048	0.031	0.031	0.034		0.012	0.01	0.016
11	<i>T. melanocephalum</i>	0.078	0.078	0.078	0.078	0.075	0.084	0.059	0.059	0.065	0.051		0.011	0.017
12	<i>T. nigerrimum</i>	0.057	0.057	0.057	0.057	0.054	0.063	0.045	0.045	0.054	0.039	0.042		0.015
13	<i>T. subtile</i>	0.083	0.083	0.083	0.083	0.086	0.096	0.076	0.076	0.072	0.076	0.088	0.073	

Diferenças por sitio entre as amostras e grupos externos para o marcador WG. Desvio padrão estimado em vermelho e foram obtidos por procedimento *bootstrap* (1000 repetições)

## APÊNDICE 12 – DISTÂNCIA PAREADA PARA O MARCADOR LWR

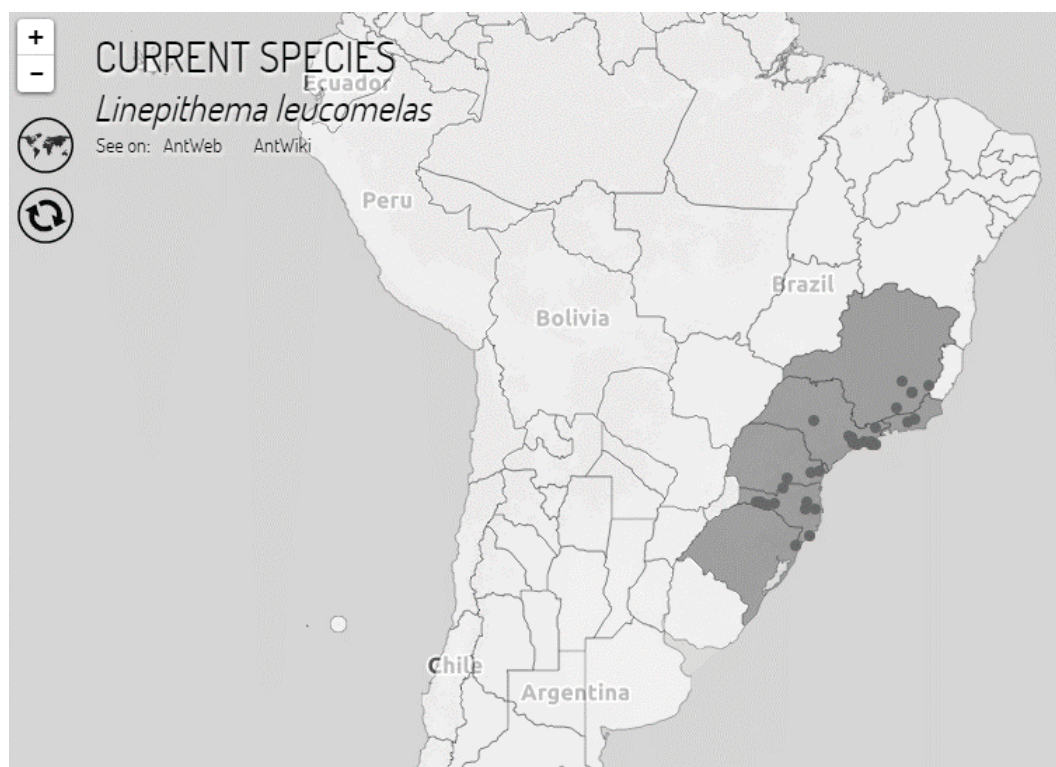
	LWR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	Antonina 1		0	0	0	0.002	0.002	0.003	0.003	0.006	0.01	0.019	0.017	0.016
2	Florianópolis	0		0	0	0.002	0.002	0.003	0.003	0.006	0.01	0.019	0.017	0.016
3	Paranaguá	0	0		0	0.002	0.002	0.003	0.003	0.006	0.01	0.019	0.017	0.016
4	Porto Alegre	0	0	0		0.002	0.002	0.003	0.003	0.006	0.01	0.019	0.017	0.016
5	Serra do cipó 2	0.002	0.002	0.002	0.002		0.003	0.004	0.004	0.006	0.01	0.019	0.017	0.015
6	Misiones	0.002	0.002	0.002	0.002	0.004		0.003	0.003	0.005	0.01	0.019	0.017	0.015
7	Antonina 2	0.006	0.006	0.006	0.006	0.007	0.004		0	0.006	0.011	0.02	0.017	0.016
8	Guaraqueçaba	0.006	0.006	0.006	0.006	0.007	0.004	0		0.006	0.011	0.02	0.017	0.016
9	Serra do cipo 1	0.017	0.017	0.017	0.017	0.019	0.015	0.019	0.019		0.009	0.018	0.016	0.015
10	<i>T. opacum</i>	0.046	0.046	0.046	0.046	0.048	0.043	0.048	0.048	0.039		0.02	0.018	0.016
11	<i>T. melanocephalum</i>	0.137	0.137	0.137	0.137	0.134	0.135	0.137	0.137	0.126	0.126		0.013	0.02
12	<i>T. nigerrimum</i>	0.113	0.113	0.113	0.113	0.11	0.111	0.116	0.116	0.106	0.108	0.067		0.018
13	<i>T. subtile</i>	0.103	0.103	0.103	0.103	0.1	0.101	0.103	0.103	0.091	0.101	0.145	0.131	

Diferenças por sítio entre as amostras e grupos externos para o marcador LWR. Desvio padrão estimado em vermelho e foram obtidos por procedimento *bootstrap* (1000 repetições)

## APÊNDICE 13 – DISTÂNCIA PAREADA PARA O MARCADOR EPIC1281

	EPIC1281	1	2	3	4	5	6	7
1	Antonina 1		0.002	0.002	0.002	0.004	0.005	0.01
2	Florianópolis	0.003		0.002	0.002	0.003	0.005	0.009
3	Paranaguá	0.003	0.003		0	0.003	0.005	0.009
4	Porto Alegre	0.003	0.003	0		0.003	0.005	0.009
5	Serra do cipó 2	0.009	0.006	0.006	0.006		0.004	0.009
6	Guaraqueçaba	0.019	0.016	0.016	0.016	0.012		0.009
7	Serra do cipo 1	0.054	0.05	0.05	0.05	0.046	0.05	

Diferenças por sítio entre as amostras e grupos externos para o marcador EPIC1281. Valores do desvio padrão estimado em vermelho e foram obtidos por procedimento *bootstrap* (1000 repetições)

ANEXO 1 – MAPA DE DISTRIBUIÇÃO DE *LINEPITHEMA LEUCOMELAS*

FONTE: [www.antmap.org](http://www.antmap.org) (consultado em dezembro de 2017)

<http://antmaps.org/?mode=species&species=Linepithema.leucomelas>